ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 75

9

СЕНТЯБРЬ



„НАУКА"
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И. Ю. Князева*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. В. Романенкова* и *А. Х. Салтанаева*

Сдано в набор 8.06.90. Подписано к печати 4.09.90. Формат бумаги 70×100[1]/16.
Бумага офсетная № 1. Фотонабор. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 11.70.
Усл. кр.-отт. 12.09. Уч.-изд. л. 13.96. Тираж 2196. Тип. зак. 478. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.5

Я. Баркман

КОНЦЕПЦИЯ АССОЦИАЦИИ В ФИТОЦЕНОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЕ БРАУН-БЛАНКЕ [1]

J. J. BARKMAN. THE ASSOCIATION CONCEPT IN THE BRAUN-BLANQUET SCHOOL OF PHYTOCOENOLOGY

Система растительных сообществ Браун-Бланке (синтаксоны) сравнивается с таксономической системой растений (таксоны). Выявляются сходства и различия. Метод Браун-Бланке является индуктивным, политетическим и одновременно разделительным и объединяющим. Эта система более «естественна», чем любая другая, поскольку она использует все виды (таксоны) как характеристики для получения абстрактных единиц растительности. Ассоциация утратила свою позицию как «фундаментальная» единица в иерархической флористической системе. Таксоны, отличные от видов, и дифференцирующие таксоны, в добавление или вместо характерных таксонов, стали важным признаком при разграничении ассоциаций. Столь же важными являются иногда и индексы сходства. Обсуждаются различные индексы, а также проблема общих («абсолютных»), региональных и локальных характерных видов. Предложено определить ассоциацию следующим образом: ассоциация — это наименьшая абстрактная единица растительности, которая имеет по крайней мере один константный таксон и по крайней мере один абсолютный или локальный характерный таксон, или же это эквивалентная единица, отличающаяся от всех других единиц растительности дифференцирующими таксонами.

Введение. Таксономия и синтаксономия

Ассоциация — самая фундаментальная единица в иерархической системе школы Браун-Бланке. Эта единица характеризуется константными, характерными и дифференцирующими таксонами, т. е. таксонами (обычно видами и подвидами), которые в пределах ареала ассоциации имеют свой абсолютный или относительный оптимумы в какой-то одной ассоциации. Но, хотя ассоциация и узнается на основе небольшого числа таксонов, она всегда базируется на полном флористическом составе. Любой вид имеет «право» и «возможность» стать верным (характерным) или дифференцирующим. Следовательно, метод разграничения ассоциаций является политетическим. Он является индуктивным и в основном делительным, но в нем чередуются разделительные и объединяющие процедуры, что дало возможность J. J. Moore (1962) справедливо назвать его «методом последовательной аппроксимации». Различение подчиненных единиц имеет в основном разделительный характер, а единиц более высокого ранга — соединительный.

Этот метод был создан и развит ботаниками, работавшими в полевых условиях и проявлявшими интерес к флористике, а также географии и таксономии растений, поэтому параллели с таксономической системой очевидны. Обе системы являются абстрактными и иерархическими. Единицы любого ранга в таксономии называются таксонами, а в синтаксономии (которая является всего лишь частью науки о растительности, или фитоценологии) — синтаксонами. Виды подразделя-

[1] Сообщение 370 Биологической станции Вайстер, Нидерланды.

ются на подвиды, разновидности и географические расы, ассоциации — на субассоциации, варианты и викарианты. Виды объединяются в роды, семейства, порядки, классы и филы, ассоциации — в союзы, порядки, классы и дивизионы, или группы классов.

Таксоны обычно выделяются на основе не таких бросающихся в глаза признаков, как высота растений или окраска цветков, а более тонких. И точно так же синтаксоны базируются не на доминантных, а на характерных или дифференцирующих видах, которые могут быть маленькими, незаметными, недоминантными и часто даже неконстантными. Так, характерный вид может отсутствовать в каком-то конкретном сообществе, точно так, как отсутствуют половые признаки у нецветущих экземпляров растений. Последние не рассматриваются самостоятельными видами, и сообщества без некоторых характерных видов не выделяются в самостоятельные ассоциации. В лучшем случае их рассматривают как фрагментарные сообщества, а их абстрактные типы — как ассоциации-фрагменты. Как таксоны, так и синтаксоны характеризуются диагностическими признаками (ср.: диагностические виды). Они могут быть либо верными, либо дифференцирующими. Но верные признаки, столь обычные в синтаксономии, очень редки в таксономии (например, форма листа у *Ginkgo biloba*).

В таксономии мы стремимся к созданию естественной классификации. Если под этим подразумевать классификацию, отражающую филогенетические связи, то следует признать, что создать естественную классификацию синтаксонов невозможно, поскольку фитоценозы не имеют такой генетической базы, как особи растений или популяции. Не имеют они и сравнимого с растениями филогенеза, хотя в геологической истории растительные сообщества изменяются (вековые смены). Если, однако, под естественной подразумевать классификацию, основанную на всех признаках всех рассматриваемых объектов, и ничего другого, то классификация Браун-Бланке определенно самая естественная: все виды сосудистых растений, мхи, лишайники и макроскопические водоросли включаются в анализ и синтез, и учитывается не только их присутствие или отсутствие, но также обилие, степень покрытия, общественность, фенологическая фаза, жизненность, продуктивность. Хотя надо признать, что сюда включены все-таки не все характеристики сообщества: макроскопические грибы, микроскопические водоросли и бактерии, а также животные обычно игнорируются. Однако фитоценозы — только часть (довольно искусственно таксономически выделенная часть) биоценозов и в принципе они не должны рассматриваться отдельно. В классификации Браун-Бланке минимальную роль играет структура сообществ. Но то же самое справедливо для таксономии, где многие физиологические, биохимические, субмикроскопические признаки не используются для классификации. Это, конечно, не оправдание, а только констатация факта.

«Естественные» единицы не только должны базироваться на собственных признаках, но и ни в коем случае не должны базироваться на чуждых, производных или зависимых признаках. Как таксоны не должны быть основаны на дате опубликования их диагноза, национальности автора (чуждые признаки), стоимости их продукта на рынке (производный признак) или на ареале таксона (зависимый признак), точно так же и синтаксоны не должны выделяться по признакам экономической или питательной ценности (например, леса или луга; однако для лесоводства и сельского хозяйства такая классификация может быть полезна), по почвам или микроклимату.

Многие ученые классифицировали растительность по ее местообитанию, но абиотическая среда не является частью фитоценоза, поэтому она не должна включаться в процедуру классификации. К тому же, поскольку мы хотим установить связи между фитоценозом и средой, необходимо иметь независимое разграничение их обоих. Конечно, если мы хотим описать и классифицировать биогеоценозы (обычно в Западной Европе и Северной Америке называемые менее

точным термином — экосистемы), среда должна быть включена в рассмотрение. Географический ареал — пример зависимого параметра. Он зависит от ограничения синтаксона, является результатом такого ограничения, и если используется затем для ограничения синтаксона, то это ведет к замкнутому кругу.

Многие экологи растений, особенно в англо-американских странах, считают, что классификация растительных сообществ вообще невозможна, а если таковые появляются, то они совершенно искусственны и субъективны. Во-первых, потому что классификация должна базироваться на индивидуальных объектах; во-вторых, потому что следует признать, что четких границ между сообществами нет; в-третьих, потому что даже флористическая классификация должна часто быть многомерной; в-четвертых, потому что не каждый синтаксон может быть безоговорочно помещен в синтаксон более высокого ранга.

Возражение первое. Конкретный фитоценоз отграничивается гораздо менее четко, чем особь растения, и поскольку сообщества одного типа могут значительно варьировать по размеру, а число видов продолжает расти с увеличением площади даже в «гомогенном» фитоценозе и за пределами так называемого «минимум-ареала» (Barkman, 1968), конкретные сообщества одного типа, но разного размера не сравнимы. Эта проблема отчасти может быть решена, если в каждом сообществе использовать пробную площадь стандартного размера. В идиотаксономии (т. е. систематике таксонов), между прочим, также имеются группы, для которых концепция особи неопределенна (кочкообразующие злаки, осоки, мхи, коралловые рифы, колонии *Bryozoa*), но, однако, их возможно классифицировать в виды, роды и т. д.

Возражение второе. Континуум растительного покрова в природе существует, но он так же редок, как и резкие границы между фитоценозами (они в основном искусственны, антропогенного происхождения). Большинство фитоценозов разделяется в природе более или менее различимыми переходными зонами, так что объективное разграничение фитоценозов вполне возможно. Но точно так же существует проблема постепенных переходов (клинальные изменения) и между видами. Отсюда и в данном случае нет фундаментальных отличий от идиотаксономии.

Возражение третье. Самые мелкие единицы, подобно ассоциации, могут быть часто подразделены и далее по самым различным признакам, но многие современные таксономисты не прочь с достаточным основанием поступать так же по отношению к внутривидовым таксонам.

Возражение четвертое. Некоторые ассоциации находятся как раз на границе двух союзов. Это создает теоретические и практические трудности. Таких практических сложностей в синтаксономии меньше, чем в таксономии, поскольку ассоциации не имеют бинарной номенклатуры. Однако и в идиотаксономии многие виды, как полагают, находятся на границе между двумя родами и отнесение вида к одному из них искусственно. Огромное и фундаментальное различие идио- и синтаксономических систем заключается, конечно, в том, что первая из них исчерпывающая, а вторая нет. Кроме гибридов все особи растений могут быть идентифицированы по их специфическому генетическому коду (даже если имеются неразвитые чахлые особи, их можно поместить в лучшие условия или вырастить из семян, чтобы выяснить свойства вида). Синтаксономическая система ближе к системе почвенной классификации. Она не включает в себя все конкретные объекты природы. Это создает некоторые трудности при картировании растительности, которые могут быть преодолены путем использования каких-то промежуточных или перекрывающихся цветных штриховок. Это относится как к доминантным системам, подобно принятым советской или скандинавской школами, так и к системе школы Браун-Бланке. В первых системах смешанные сообщества с несколькими содоминантами выделяются в промежуточные (переходные) типы, в системе Браун-Бланке — в сообщества с равной долей дифференцирующих видов различных синтаксонов.

Эволюция концепции ассоциации

В начале нашего столетия по поводу концепции ассоциации существовало множество недоразумений. На Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе в 1910 г. (Flahault, Schröter, 1910) все фитоценологи согласились принять следующее определение: «Ассоциация, фундаментальная единица в растительной социологии, есть растительное сообщество определенного флористического состава, с однородными условиями местообитания и однородной физиогномией». Что подразумевалось под «однородным флористическим составом», уточнено не было, и возникли 2 главные школы фитоценологии: североевропейская (скандинавская и ленинградская) и южноевропейская (школа Браун-Бланке) с упором соответственно на доминирование и на верность видов. Позднее Браун-Бланке удалил физиономический критерий из определения ассоциации, поскольку это понятие очень неясно: включает очень мало признаков и объединяет сообщества, которые могут сильно различаться как флористически, так и экологически. Точно также, хорошо выделяемые ассоциации могут быть физиономически очень гетерогенны: например, Abieto—Fagetum представлена как листопадными лесами (буковыми), так и вечнозелеными хвойными (пихтовыми); Rhodoreto—Vaccinietum может быть представлена как зарослями низких кустарников (субассоциация typicum), так и высокими открытыми редкостойными лесами (R.-V. cembretosum); Blechno—Quercetum typicum — лес, B.-Q. extrasylvaticum — травяная растительность, но абсолютно идентичная с наземным покровом в B.-Q. typicum. Но и сам Браун-Бланке был не всегда последователен, например его союзы Aphyllanthion (травяная растительность) и Rosmarino—Ericion (пустоши) флористически гораздо более схожи между собой, чем ассоциации в пределах каждого из этих двух союзов.

Критерий местообитания в определении Браун-Бланке также опущен, поскольку, по его мнению, определенный флористический состав теоретически должен быть наилучшей гарантией специфически однородной среды, так как каждый вид сам по себе является индикатором условий местообитания. Насколько мы можем судить об этом, это действительно так. Поэтому нет необходимости привлекать в качестве критерия свойства среды. Определению ассоциации не хватает единственного критерия: поскольку ассоциация характеризуется видами, а виды являются не только экологическими, но также историко-географическими единицами, ассоциация обусловлена как экологическими, так и историческими факторами. С другой стороны, так как нашего знания о факторах окружающей среды до сих пор явно недостаточно, то растительные системы, построенные на признаках условий местообитания, будут очень неустойчивыми и постоянно меняющимися по мере развития науки о среде. Кроме того, Браун-Бланке говорил, что факторы среды разнообразны и изменчивы, их комбинации бесчисленны и переходы между ними очень часты. Можно было бы добавить, что естественная система не должна основываться на внешних по отношению к классифицируемому объекту факторах и что отношения растительность—среда не могут изучаться, если два понятия не определены независимо.

Таким образом, J. Braun-Blanquet и J. Pavillard (1928) определили ассоциацию как фундаментальную социологическую единицу, характеризуемую своей характерной видовой комбинацией и особенно характерными видами. Но они также добавили: дифференцирующие виды могут быть использованы для характеристики ассоциаций, бедных видами. Международный ботанический конгресс 1935 г. (Амстердам) рекомендовал использовать термин «ассоциация» для единицы растительности, выделяемой главным образом по характерным и дифференцирующим видам в смысле фитосоциологов школы Цюрих-Монпелье или по крайней мере для единиц одного социологического уровня (Du Rietz, 1936). Последнее добавление открыло возможность четко различать ассоциации, выделенные только на основании дифференцирующих видов. Это становилось все

более необходимым по мере дробления ассоциации, т. е. появления тенденции, наблюдаемой в любой классификационной науке.

В иерархической системе Браун-Бланке больше всего характерных видов на промежуточных уровнях. Например, в Нидерландах класс Querco—Fagetea имеет 18 характерных видов (Westhoff, Held, 1969), его порядок Fagetalia — 26, союз Alno—Padion — 18, ассоциация Carici remotae—Fraxinetum — только 6. Другой пример: Molinio—Arrhenateratea — 14, Molinietalia — 16, Calthion palustris — 10, Scirpetum sylvatici — 2 характерных вида. Число характерных видов уменьшается по направлению как к верхним, так и к нижним уровням, и для категорий выше класса и ниже ассоциаций их вообще невозможно найти.

Первоначально ассоциация была самой низшей единицей с характерными видами, но из-за того, что концепция ассоциации постепенно сужалась, теперь это уже не так. Об этом не стоит сожалеть, поскольку очевидно, что для ассоциации лучше иметь, например, 6 дифференцирующих видов, чем 1 характерный. Но это также означает, что теперь нет фундаментальных отличий между ассоциациями и субассоциациями. Теперь нет оснований рассматривать какой-либо уровень в синтаксономии фундаментальным, каковым является вид в идиотаксономии, что основано на критерии скрещиваемости. В нашей науке такого критерия не существует. Однако различия между ассоциациями и субассоциациями не являются качественными и, следовательно, мы должны найти количественные критерии, чтобы стандартизировать уровни синтаксонов, если хотим, чтобы классификации, создаваемые в разных странах и разными авторами, были по крайней мере сравнимы. Как правильно указывает Б. М. Миркин (Mirkin, 1987), необходимо иметь сбалансированный взгляд на ассоциационный уровень абстрагирования. Отсутствие такого соглашения он проиллюстрировал примерами ассоциации, принятыми в Польше, которые практически соответствуют союзам, выделенным в Чехословакии.

Сужение концепции ассоциации привело также к тому, что ее часто стало невозможно распознать в поле, особенно в связи с современным обеднением флоры и растительности в перенаселенных регионах Европы. Для многих работающих в поле фитоценологов союз, следовательно, является сейчас наиболее «фундаментальной» единицей, или по крайней мере наиболее полезной. «Инфляция» единиц растительности (Pignatti, 1968), однако, не решение проблемы, а только ее отсрочка или даже замена. В ответ на сложившуюся ситуацию некоторые немецкие фитосоциологи (например, Oberdorfer, 1968) предложили вновь ввести условие, согласно которому ассоциация должна иметь по крайней мере один характерный вид, а H. Dierschke (1971) настаивал на том, чтобы ассоциация вновь рассматривалась как основная единица.

Другая проблема возникает при изучении больших территорий. Большинство ассоциаций в Западной и Центральной Европе, как оказалось, имеют географические варианты независимо от экологических. Более того, географические варианты, как правило, клинальные, и проводить четкие границы между географическими расами затруднительно. Характерные же виды имеют, скорее всего, локальное значение. Появилась необходимость различать локальные характерные виды, которые определяют как виды верные только в части ареала синтаксона. В качестве одного из решений R. Tüxen (1951) и ряд других авторов предложили различать много мелких локальных ассоциаций, которые хорошо выделяются в каждой местности, в связи с чем и появляется возможность создавать независимые параллельные (эдафические) субассоциации для каждой из них. Фактически — это предложение создать двухмерную систему. Этот метод имеет 3 недостатка: 1) географическое варьирование преувеличивается, а экологическое сходство затушевывается; 2) сравнение растительности различных регионов затрудняется; 3) возникает опасность ситуации замкнутого круга; если мы решим, что сообщества на территории В принадлежат к ассоциациям, отличным от ассоциаций сообществ из таких же местообитаний на

территории А, то все характерные виды А автоматически становятся характерными видами В, поскольку территории А и В исключают друг друга (характерные виды различных синтаксонов в различных частях их собственного ареала называются региональными характерными видами). В результате о плохо различимых ассоциациях может сложиться представление, что они хорошо дифференцируются. Самый хороший пример, иллюстрирующий это положение, — ассоциация Querco—Populetum tremulae (Tüxen, 1951) из южной Швеции, 13 характерных видов которой встречаются в Querco—Betuletum в северной Германии и северной части Нидерландов с равной или чуть более низкой константностью. Теоретически можно даже описать две идентичные ассоциации из разных районов. Это подразумевает, что для ассоциации необходимо иметь по крайней мере абсолютные или локальные характерные виды (в добавление к региональным характерным таксонам). В результате Schwickerath (1942, 1963) настаивал, чтобы географические викарианты объединялись в одну ассоциацию, если они имеют общие характерные виды (один или более). Knapp (1948) развил эту идею, создав хорошо разработанную концепцию «главной ассоциации» (например, Querco—Carpinetum) с большим числом очень локальных «региональных ассоциаций», каждая с собственным географическим именем (например, Querco—Carpinetum neckarense и Q.-C. unstrutosaalense), для небольших районов в Германии. Эта система не имела поддержки и последователей. E. Meijer Drees (1951) предложил двухмерную систему ниже уровня ассоциации: систему экологических ассоциаций и систему географических вариантов. Barkman (1958) успешно использовал эту систему для классификации синузий эпифитов. Поскольку варианты широко используются как подразделения субассоциации, предпочтительнее использовать субассоциации и варианты для экологических (локальных), а викарианты и субвикарианты для географических подразделений ассоциации. H. Wagner (1968) предложил расширить двухмерный подход в отношении единиц выше союза. V. Westhoff и E. van der Maarel (1973) предложили объединять родственные викариантные ассоциации в «викариантные группы ассоциаций». Эта концепция, по сути, аналогична концепции «главной ассоциации» Knapp, «элементарной ассоциации» Passarge и «коллективной ассоциации» Meijer Dress.

Возвращаясь к определению ассоциации, данному Международным ботаническим конгрессом в 1935 г., мы можем сделать следующие замечания.

1. Условие необходимости гомотонности (константные виды) существенно, но недостаточно. Если объединить две совершенно различные ассоциации, то все равно можно говорить об «ассоциации», потому что характерные виды каждой ассоциации будут иметь более высокую степень присутствия в этом «монстре», чем во всех других ассоциациях на той же территории.

2. Определение 1935 г. можно отнести к союзам, порядкам и классам, поэтому следует добавить, что ассоциация — это единица низшего ранга, что согласуется с ее определением.

3. Многие «характерные виды» на самом деле бывают подвидами или разновидностями, поэтому следут употреблять термин «таксон» (вместо «вид»).

4. Характерные таксоны могут быть абсолютными, региональными или локальными. Мы уже убедились, что региональные таксоны (во всяком случае, как единственный критерий) нельзя использовать из-за опасности попадания в ситуацию «замкнутого круга».

5. В современной фитосоциологии для выделения ассоциации не обязательно требуются характерные виды. Но для того, чтобы отличать эти единицы от субассоциаций и вариантов, их статус должен быть сравним с классическими ассоциациями.

Эти замечания подводят нас к следующему определению: «Ассоциация — это наименьшая абстрактная единица растительности, которая имеет по крайней мере один константный таксон и по крайней мере один абсолютный или локальный

характерный таксон или же это эквивалентная единица, отличающаяся от всех других единиц растительности дифференцирующими таксонами».

В этом определении есть одно неясное понятие, и относится оно к выражению «эквивалентная». Флористические различия между ассоциациями без характерных видов должны быть того же порядка, что и между ассоциациями с характерными видами. Иначе это будут те же субассоциации. Флористические различия лучше всего выражать величинами сходства или различия. Можно было бы установить пределы этих величин для каждого уровня (варианта, субассоциации, ассоциации, союза и т. д.), но это представляется нецелесообразным. Как и в идиосинтаксономии, различия между видами в одном роде могут быть больше, чем в другом, также это может быть справедливо и для ассоциаций в различных союзах и особенно в совершенно различных формациях (если сравнить, например, богатые видами, высокоструктуризованные леса с бедными видами, простыми пионерными сообществами). Лучше всего, следовательно, тестировать классические ассоциации, которые выдержали испытание временем и широко приняты; вычислить степени их сходства и затем использовать приблизительно те же величины сходства для единиц растительности, не имеющих характерных видов в том же союзе или порядке, как критерий того, должны ли они рассматриваться как ассоциации или нет. Это подводит нас к очень существенному вопросу: что же является наилучшим критерием сходства?

Сходство единиц растительности

Поскольку синтаксоны в школе Браун-Бланке основываются на всех видах, индексы сходства должны учитывать полный флористический состав. Наиболее часто употребляются хорошо известная формула R. Jaccard (1901) и не менее известная формула T. Sörensen (1948), удовлетворяющие этим требованиям. Если a — число видов только в синтаксоне 1, b — только в синтаксоне 2, c — число видов, общих в 1 и 2, то формула Jaccard выглядит: $\frac{c}{a+b+c}$, а формула Sörensen: $\frac{2c}{a+b+2c}\times 100$. Обе формулы дают почти один и тот же результат, но имеют два фундаментальных недостатка: 1) не учитывают различия в степени покрытия (P) или в общем среднем проективном покрытии (CCV); 2) не учитывают различий между видами, регистрируемыми в синтаксоне 1 и в синтаксоне 2. Первый недостаток можно проиллюстрировать следующим примером. Если синтаксоны 1 и 2 содержат одни и те же 6 видов, но степень их присутствия составляет VVV III и IIIVVV соответственно, то их придется рассматривать как идентичные, однако фактически большинство описаний первого синтаксона содержат только первые 3 вида, а второго — только последние 3 вида. Другими словами, реальные сообщества различаются очень сильно. Сходное рассуждение применимо и к характеристикам покрытия CCV. Можно объединить P и CCV в величину общего покрытия TC. Чтобы не преувеличивать значение случайных доминантов, шкала покрытие/обилие, предложенная Barkman с соавторами (1964), подвергается логарифмической трансформации по Van der Maarel (Westnoff, Van der Maarel, 1973). Это дает величины TC или TC', если мы не примем во внимание встречаемость видов с очень низкой жизненностью. S. Kulcziński (1928) ввел в индекс Jaccard различие и сходство степени присутствия. H. Ellenberg (1956) был первым, кто использовал TC в индексе близости (родства):

$$A=\frac{TC_c}{2TC_a+2TC_b+TC_c}\times 100\ \%,$$

где TC — суммарная величина значений TC видов, отмеченных в синтаксонах 1 (TC_a), 2 (TC_b), и видов, встречающихся в обоих синтаксонах (TC_c). Но в последнем случае берется средняя величина из двух величин TC каждого из общих видов. Гораздо лучше использовать только более низкое значение и относить различия в TC либо к T_a, либо к T_b, как было сделано Czekanowski, чей показатель «процентное сходство» был введен в фитоценологию E. Dahl и E. Hadai (1941). Так если вид x имеет TC_1, равное 5.0, а TC_2, равное 2.3, то его вклад в TC_a будет равен 2.7, в TC_b — 0, в TC_c — 2.3. В формуле Ellenberg вклад вида 3.65 в TC_c и никакого вклада в TC_a и в TC_b. То же относится и к величинам присутствия (P_a, P_b, P_c).

Но классификация Браун-Бланке базируется не на математических формулах, а на флористическом сходстве и различиях. Присутствие дифференцирующих видов достаточно для выделения самостоятельных единиц. Это, однако, никак не заложено в формулах и, следовательно, они не могут быть использованы как математическое орудие в синтаксономии школы Браун-Бланке. Простой пример может пояснить это. Предположим, мы сравниваем два сообщества 1 и 2 и два других сообщества 3 и 4 со следующими видами:

Вид	Сообщество 1	2	3	4
p	+	+	+	+
q	+	+	+	+
r	+	+	+	+
s	+	+	+	+
t		+	+	
u		+	+	
v		+		×
w		+		×

В случае 1-го и 2-го сообществ $c=4$, $a=0$ и $b=4$, в случае 3-го и 4-го сообществ $c=4$, $a=2$ и $b=2$. Коэффициент Jaccard дает одну и ту же величину индекса сходства для обоих сравниваемых случаев, а именно 0.5. То же самое и коэффициент Sorensen: в обоих случаях — 67 %. Но в системе Браун-Бланке сообщества 1 и 2 принадлежат к одной ассоциации, причем первое представляет собой фрагмент второго, не имея собственных дифференцирующих видов; в то время как сообщества 3 и 4, вероятно, относятся к разным ассоциациям. В любом случае их флористическое сходство гораздо меньше. Необходимо, следовательно, разделить эффекты a и b (а также P_a и P_b, TC_a и TC_b) по величине сходства. Barkman (1958) предложил сделать это путем умножения вместо складывания двух величин. Он разработал индексы простого присутствия/отсутствия (A_1), константности (A_2) и общего покрытия (A_3). Его формула выглядит следующим образом:

$$A_1 = \frac{c}{\sqrt{a \cdot b}}, \qquad A_2 = \frac{\sum P_c}{\sqrt{\sum P_a \cdot \sum P_b}}, \qquad A_3 = \frac{\sum TC_c}{\sqrt{\sum TC_a \cdot \sum TC_b}}.$$

Параметр A_1 может принимать значение ∞ (если a или b равны нулю, как в нашем случае с сообществами 1 и 2), поэтому формула в дальнейшем была модифицирована (A_{1m}) в

$$A_{1m} = \frac{C+1}{\sqrt{a \cdot b}+1}.$$

В формулах A_2 и A_3 этот шанс практически нулевой. Следующий пример может пояснить возможности формул:

Вид	Ас. 1 P_1, %	Ас. 2 P_2, %	P_a	P_b	P_c	Ас. 1 TC_1	Ас. 2 TC_2	TC_a	TC_b	TC_c
p	60	45	15	—	45	4.5	2.1	2.4	—	2.1
q	30	70	—	40	30	2.4	2.4	—	—	2.4
r	20	20	—	—	20	0.1	0.7	—	0.6	0.1
s	5	—	5	—	—	0.1	—	0.1	—	—
t	—	10	—	10	—	—	0.2	—	0.2	—
			20	50	95			2.5	0.8	4.6

$a=1$, $b=1$, $c=3$; отсюда $A_1m=2.0$, $A_2=3.0$, $A_3=3.3$

Два других автора предложили формулы, в которых учитывались позитивные и негативные различия между двумя синтаксонами. Эти формулы относятся только к присутствию/отсутствию (см. нашу формулу A_1), но они могут быть легко применены к величинам степени присутствия или покрытия. Это формулы J. Moravec (1964)

$$A={}^1/_2\frac{c}{c+a}+\frac{c}{c+b}\times 100\ \%$$

и van der Maarel (1966)

$$A=\frac{c^2}{(c+a)\cdot(c+b)}.$$

Проверка этих трех формул показала, что они дают сходные результаты, но влияние позитивных или негативных различий (т. е. варьирование a и b при постоянной сумме $a+b$) на величины сходства оказалось наименьшим при использовании формулы Moravec, наибольшей — формулы Barkman. Формула van der Maarel дает промежуточные результаты.

Мы не будем обсуждать множество других индексов сходства, опубликованных в литературе, поскольку ни один из них не отвечает требованиям, подразумеваемым в методе Браун-Бланке. Для детального ознакомления с ними мы отсылаем читателя к подробному обзору D. Goodall (1973).

По отношению ко всем индексам сходства должны быть сделаны два замечания. Все они базируются на сравнении таблиц, которые редко имеют равное число описаний. Barkman (1958) показал, что число видов устойчиво растет по мере увеличивания числа описаний даже в самых гомотонных типах растительности. Это увеличение значительно больше, чем нарастание числа видов в конкретном сообществе при увеличении размера пробной площади. Причина этого, вероятно, в том, что конкретные растительные сообщества одного синтаксона граничат в природе с различными сообществами. Поэтому помимо того, что всегда имеются внутреннее варьирование или некоторая гетерогенность сообществ из-за изменений условий местообитания, существует еще и фактор «соседства», т. е. проникновения видов из окружающих ассоциаций; эти виды в каждом случае могут различаться. При изучении эпифитных моховых и лишайниковых сообществ в Нидерландах число видов продолжало расти, даже когда было сделано 114 описаний (наибольшее число описаний для ассоциаций в данном исследовании). Обычно таблицы содержат гораздо меньше описаний. Это значит, что в больших таблицах имеются виды, отсутствующие в маленьких, а они могут быть дифференцирующими видами, и, кроме того, благодаря этому снижается сходство между синтаксонами. Если, однако, игнорировать виды с константностью менее 10 %, то кривая числа видов выходит на плато уже на уровне 10—15 описаний на таблицу. Следовательно, можно сравнивать все таблицы с таким числом описаний. Преимущество такого подхода в том, что виды с низкой константностью — это часто как раз виды, заходящие из соседних

сообществ. Таким образом, случайные чуждые виды исключаются. Естественно, что можно исключать только те виды, которые имеют константность менее 10 % в обоих сообществах. Если применить этот принцип к примеру, изложенному выше, нужно исключить вид *s*, поскольку его присутствие $P=5$ %, а величина $TC=0.1$. Это приведет к тому, что величина A_{1m} станет равной 4.0, A_2 — 3.5, а величина A_3 останется 3.3.

Второе замечание исходит из того, что всем таксонам придается равный вес. Отсюда возникают три проблемы. Во-первых, некоторые таксоны одними таксономистами признаются видами, а другими — подвидами или даже только различными фенотипами, например *Rumex acetosella* и *R. tenuifolius*, *Carex arenaria*, *C. ligerica* и *C. reichenbachii*, *Polytrichum juniperinum* и *P. strictum*, *Sphagnum auriculatum* и *S. inundatum*, *Cladonia mitis* и *C. arbuscula*. Поэтому если один синтаксон содержит один «вид» из такой пары, а другой — второй «вид», то мнение таксономистов будет оказывать влияние на степень сходства между синтаксонами. Очевидно, что для характеристики синтаксонов, встречающихся в различных условиях местообитания, мы не можем использовать фенотипы, которые являются результатом изменений среды. Однако некоторые фенотипы описаны фитоценологами как разновидности или подвиды на основании лишь очень слабых различий и того, что они обитают в разных сообществах или в различных районах. В таких случаях могут быть «созданы» верные виды! Другая трудность состоит в том, что даже если мы и согласимся, что 2 вида действительно различаются, то может оказаться, что их не различали в старых описаниях.

Вторая проблема связана со случайными или чуждыми видами. Если одно сообщество с *Calluna* имеет молодые березки из-за того, что оно соседствует с березовым лесом, а в другом растут молодые сосны из-за соседства с сосняком (может быть даже посаженным), это может повлиять на величину сходства между этими сообществами точно так же, как присутствие в одном *Genista pilosa* — индикатора теплых, сухих и более богатых почв, и в другом *Erica tetralix* — индикатора холодных и более влажных почв. Эта проблема частично, но не полностью решается исключением из расчетов видов с константностью менее 10 %.

Третья проблема связана с информационной ценностью видов. Очевидно, что виды с узкой экологической амплитудой, такие как *Drosera intermedia* или *Viola calaminaria*, более информативны, чем эвритопные *Festuca rubra* и *Pinus sylvestris*. В идеале хорошо бы знать точное количество битов экологической информации, содержащейся в каждом виде, и вводить его в наши индексы сходства, но, во-первых, это количество информации или отсутствует, или недостаточно известно, а, кроме того, насколько нам известно, оно не является постоянным и увеличивается для каждого вида в направлении от центра к периферии его ареала. Во-вторых, можно ожидать, что всюду, где имеется вид, указывающий на очень специфическое местообитание, индикаторных видов будет намного больше. Поэтому больший вес, который следует придать первому виду, часто компенсируется другими видами. Висконсинская школа ординации (Bray, Curtis, 1957) впервые модифицировала величины покрытия всех видов в процент от максимального покрытия каждого вида. Это было сделано, чтобы придать больший вес редким видам. Конечно, 10 %-ное покрытие (в школе Браун-Бланке — 2*a*) обычных доминантов, таких как *Calluna vulgaris*, *Lolium perenne* или *Molinia caerulea*, менее эффектно, чем 10 %-ное покрытие *Listera cordata*. Этот метод использовался для ординации конкретных сообществ. То же самое может быть сделано для сравнения таблиц (процент от максимальной *TC* в любой таблице ассоциации исследуемого района). Трудность состоит в том, что для этого надо иметь таблицы всех сообществ района до того, как мы сможем приступить к этой процедуре. Результат также зависит от того, какой уровень мы примем как основной: союз, ассоциацию или субассоциацию. Вид *A* может иметь свою

наибольшую величину $TC=4.2$ в ассоциации x, но иметь $TC=7.3$ в субассоциации x_3. Какую из величин принять эквивалентной 100 %? Кроме того, один максимальный всплеск величины покрытия может сильно повлиять на эту суммарную величину TC, поэтому, может быть, лучше принять среднюю величину TC, равную 100 (или 1), а не максимальную. Используя логарифмическую трансформацию величин покрытия (1—9 для покрытия, меняющегося от 1 до 100 %), мы повышаем вес видов другим способом.

С точки зрения всех этих размышлений совершенно очевидно, что вряд ли имеет смысл устанавливать абсолютные пороговые величины индексов сходства для субассоциаций, ассоциаций, союзов и т. д. Эти пороговые величины могут меняться от класса к классу, от порядка к порядку и должны устанавливаться эмпирически. Важное соображение — это вопрос о степени связанности синтаксонов. Можно создать двух- или многомерные сети синтаксонов, чтобы выделить кластеры, которые можно было бы рассматривать как следующий синтаксон более высокого уровня. Чтобы такой кластер был реальным, нужно подтвердить степень его связанности. Она определяется числом связей (l) между его членами. Минимальное число связей ($l_{\min}$) будет естественно равно $p-1$, где p — число членов, а максимальное число связей ($l_{\max}$) есть $^1/_2p \supset (p-1)$. Предположим, мы используем величину A_3 Barkman и рассматриваем 0.4 как низкий порог для ассоциации в определенном порядке или классе. Теперь мы имеем 10 ассоциаций, которые предположительно относятся к двум союзам: союзу A с 6 ассоциациями и союзу B с 4 ассоциациями. Для A $l_{\min}=5$, $l_{\max}=15$. Степень связанности

$$s=\frac{l-l_{\min}}{l_{\max}-l_{\min}}.$$

Предположим, число связей (A_3 превышающее 0.4) равно 8, тогда $s=0.3$. s меняется от отрицательной величины

$$-\frac{l_{\min}}{l_{\max}-l_{\min}}$$

до 1, в нашем случае от —0.5 до 1. Если мы хотим говорить о кластере (синтаксоне), то s должна быть положительна. Является ли такой кластер отдельным союзом, конечно, зависит от связанности другого кластера (в нашем случае кластера B) и также от того, есть ли положительные связи между A и B или их нет. Любая ассоциация, которая добавляется к кластеру A и повышает его связанность, принадлежит к A. Любая ассоциация, которая добавляется и уменьшает величину s, не должна включаться в эту единицу, если только ее включение в другие кластеры не будет уменьшать значение их s еще больше.

Автор выражает глубокую признательность и благодарность Н. В. Матвеевой за перевод статьи и подготовку ее к публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen, 1958. 628 p. — *Barkman J. J.* Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen / Ed. Tüxen R. Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde Stolzenau (Wesser), 1968. S. 12—53. — *Barkman J. J., Doing H., Segal S.* Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse // Acta Bot. neerl. 1964. N 13. S. 87—93. — *Braun-Blanquet J., Pavillard J.* Vocabularie de sociologie vegetale. Montpellier, 1928. 23 p. — *Bray J. R., Curtis J. T.* An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin // Ecol. Monogr. 1957. N 27. P. 325—349. — *Dahl E., Hadač E.* Strandgeschäften der Insel Ostroy im Oslofjord // Nytt. Mag. Naturv. 1941. S. 251—312. — *Dierschke H.* Stand und Aufgaben der pflanzensoziologischen Systematik in Europa // Vegetatio. 1971. N 22. S. 255—264. — *Du Rietz G. E.* Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935 // Svensk. Bot. Tidskr. 1936. N 30. P. 580—589. — *Ellenberg H.* Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde // Ed. Walter H. Einführung in die

Phytologie, 1956. Bd 4. Tb 1. Ulmer Stuttgart. 136 S. — *Flahault Ch., Schröter C.* Rapport sur la nomenclature phytogéographique. Actes III Congr. Int. Bot. Bruxelles. 1, 1910. P. 131—164. — *Goodall D. W.* Sample similarities and species correlation // Ed. Whittaker R. H. Ordination and classification of communities. Handbook of vegetation V, 1973. P. 10—156. — *Jaccard P.* Distribution de la fore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines // Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 1901. N 37. P. 241—272. — *Knapp R.* Einführung in die Pflanzensoziologie. I: Arbeitsmethoden der Pflanzensoziologie und Eigenschaften der Pflanzengesellschaften. Stuttgart—Ludwigsburg, 1948. 100 S. — *Kulczinski S.* Die Pflanzenassoziationen der Pienien // Bull. Int. Acad. Pol. Sci. Lett., Cl. Sci. Math. Nat. 1928. Ser. B. 1927 (Suppl.). S. 57—203. — *Maarel E.* van der. On vegetation structures, relations and systems with special reference to the dune grasslands of Voorne. The Netherlands. Thesis. Utrecht. 1966. 170 p. — *Mejjer Drees E.* Capita selecta from modern plant sociology and a design for rules of phytosociological nomenclature (in Dutsch) // Rapport Bobs. proefst. Bogor. 1951. N 51. P. 1—218. — *Mirkin B. M.* Paradigm change and vegetation classification in Soviet phytocoenology // Vegetatio. 1987. N 68. P. 131—138. — *Moore J. J.* The Braun-Blanquet system. A reassessment // J. Ecol. 1962. N 10. P. 761—769. — *Moravec J.* DIfferenzierung der Pflanzengesellschaften des Carpinion Issler 1931 emend. Oberd. 1953 durch Migration in Südwestböhmen (in Czech and German) // Preslia. 1964. N 36. S. 165—177. — *Oberdorfer E.* Assoziation, Gebietsassoziation, Geographische Rasse // Ed. Tüxen R. Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Symp. Int. Ver. Veg. kunde, Stolzenau 1964, 1968. S. 124—131. — *Pignatti S.* Die Inflation der höheren pflanzensoziologischen Einheiten // Ed. Tüxen R. Pflanzensoziologische Systematik. Ber. Symp. Int. Ver. Veg. kunde, Stolzenau 1964, 1968. S. 71—73. — *Schwickerath M.* Bedeutung und Gliederung des Differentialartenbegriffs in der Pflanzengesellschafteslehre // Beih. Bot. Zentalb. 1942. Bd 61. S. 351—383. — *Schwickerath M.* Assoziationsdiagramme und ihre Bedeutung für die Vegetationskartierung // Ed. Tüxen R. Ber. Int. Symp. Vegetationskartierung 1959, 1963. S. 11—35. — *Sörensen T.* A method for establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Biol. Skr., Kungl. Danske Vidensk. Selsk. 1948. N 5(4). P. 1—34. — *Tüxen R.* Eindrücke während der pflanzengeographischen Exkursionen durch Süd—Schweden // Vegetatio. 1951. N 3(3). S. 149—172. — *Wagner H.* Prinzipienfragen der Vegetationssystematik // Ed. Tüxen R. Ber. Symp. Int. Ver. Veg. kunde, Stolzenau 1964, 1968. S. 15—20. — *Westhoff V., Held A. E. van.* Plant communities in the Netherlands (in Dutsch). Thieme publ., Zutphen, 1969. 324 p. — *Westhoff V., Maarel E.* van der. The Braun-Blanquet approach // Ed. Whittaker R. H. Ordination and classification of communities. Handb. veget. Science, Pt V. The Hague. Junk publ. 1973. P. 617—726.

Биологическая станция Вайстер,
Нидерланды.

Получено 9 VI 1989.

SUMMARY

The Braun-Blanquet system of plant communities (syntaxa) is compared with the taxonomic system of individual plants (taxa). Similarities and differences are pointed out. The Braun-Blanquet method is inductive, polythetic and both divisive and agglomerative. Its system is more «natural» than any other system because it uses all species (taxa) as characters for its abstract units. The association has lost its position as the «fundamental» unit in the hierarchic floristic system. Taxa other than species and differential taxa in addition to or even instead of character taxa have become inportant in delimiting associations and so have sometimes similarity indices. Various indices are discussed and it is argued that the numbers of species characterizing units A and B should be used separately for the calculation of the similarity index between A and B. The problem of general («absolute»), regional and local character taxa is discussed as well as the problem — from taxonomic, ecological and cybernetic points of view — of the weighting of taxa in general. It is proposed to define the association as «the smallest abstract vegetation unit that possesses at least one constant taxon and at least one absolute or local character taxon or (alternatively) an equivalent unit distinguished from all other vegetation units by differential taxa».

УДК 581.3

М. А. Вишнякова

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ МЕЖРОДОВОЙ НЕСОВМЕСТИМОСТИ У РЯДА КОМБИНАЦИЙ СКРЕЩИВАНИЙ ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE*) С РОЖЬЮ (*SECALE CEREALE*)

M. A. VISHNYAKOVA. CYTOEMBRYOLOGICAL MANIFESTATION OF INTERGENERIC INCOMPATIBILITY IN SOME CROSSING COMBINATIONS OF *HORDEUM VULGARE* AND *SECALE CEREALE* (*POACEAE*)

Изучены эмбрио- и эндоспермогенез F_0 ряда комбинаций скрещиваний ячменя с рожью. Отмечены нарушения в развитии зародышей (замедление и аномалии ядерных делений) и их ранняя дегенерация. Эндоспермогенез характеризуется массовыми нарушениями ядерных делений, ведущими к полиморфизму ядер, миксоплоидии эндосперма, образованию ядерных комплексов и микроядер, агглютинации ядерного материала. Накопление этих аномалий ведет к гибели зерновок на 5—9-й день развития. Наблюдается большая вариабельность в степени проявления межродовой несовместимости ячменя с рожью как между изученными комбинациями, так и в их пределах.

Межвидовые и межродовые гибриды хлебных злаков имеют ряд примеров удачного сосуществования двух геномов, например искусственно созданные плодовитые гибриды *triticale* и *secalotriticum*. Сложнее обстоит дело с *hordecale* — гибридом ячменя с рожью. История получения таких гибридов свидетельствует о практической нескрещиваемости представителей этих родов. Анализ огромного количества материала скрещиваний разных видов, сортов и форм ячменя и ржи выявил возможность получения единичных гибридных растений только путем культивирования зародышей in vitro (Brink et al., 1944). Более успешные результаты получаются после предварительной обработки зародышей стимуляторами роста, например гиббереллово́й кислотой. Этим способом получены ячменные гаплоиды и ячменно-ржаные гибриды (Kruse, 1967; Fedak, 1977, 1978; Finch, Bennett, 1980; Fedak, Nakamura, 1982).

Эмбриологические исследования ячменно-ржаных комбинаций скрещиваний проводили R. A. Brink, D. C. Cooper (1944), Brink с соавторами (1944), W. R. Thompson, D. Johnston (1945), О. А. Хведынич, В. П. Банникова (1970), Хведынич (1974), Банникова, Хведынич (1975), Банникова (1975, 1986). Все исследователи отмечали нарушение процесса оплодотворения, раннюю гибель зародыша и аномалии эндоспермогенеза. Однако разрабатываемые в настоящее время способы преодоления нескрещиваемости методами биотехнологии требуют расширения объема генетического материала, привлекаемого в исследование, в том числе из коллекции ВИР, и получения конкретных данных о возможности культивирования гибридных зародышей для каждой исследуемой комбинации скрещиваний.

В связи с этим нами было предпринято эмбриологическое изучение ряда гибридных комбинаций скрещиваний культурного ячменя с рожью, у которых ранее были проанализированы процессы прорастания пыльцы на рыльце и рост пыльцевых трубок в пестиках (Звейнек, Вишнякова, 1987; Вишнякова, Звейнек, 1989). В работе приводятся данные по эмбрио- и эндоспермогенезу F_0 ячменно-

ржаных комбинаций скрещиваний, полученные с применением метода, ранее не используемого для исследования этих гибридов, — вычленения интактных зародышевых мешков (Орлова, Авалкина, 1985).

Материал и методика

Материалом для исследования служили сорта ячменя *Hordeum vulgare* L.: Оксамыт, Одесский 17, Оредежский, Erfa, Vada, Sultan, Proctor, Maris Mink. В качестве опылителя использовали озимый сорт ржи *Secale cereale* L. Малыш-72. Контролем к опыту служило принудительное внутрисортовое опыление ячменя сорта Erfa. Кастрацию цветков сопровождали частичным подрезанием цветочных чешуй. Опыление производили через 3—4 дня после кастрации и изоляции колосьев. Темпоральные фиксации осуществляли в растворе ФУС (7 мл формалина, 7 мл ледяной уксусной кислоты, 100 мл 70 %-ного спирта) через 1, 3, 5, 6 и 10 суток после опыления. Скрещивания и фиксации материала проводили совместно с сотрудником отдела биотехнологии ВИР С. Н. Звейнек.

Исследование проводили на препаратах вычлененных зародышевых мешков (Орлова, Авалкина, 1985); на постоянных препаратах микротомных срезов материала, залитого в парафин, изготовленных по общепринятой эмбриологической методике и окрашенных гематоксилином Эрлиха с подкраской алциановым синим; а также на полутонких срезах, окрашенных толуидиновым синим. Исследовали по 40—60 зародышевых мешков каждой комбинации скрещиваний.

Результаты исследований

При анализе развития гибридных семян необходимым этапом является изучение нормального хода эмбрио- и эндоспермогенеза у материнского компонента скрещивания (контроль). У ячменя эти процессы, как и процесс оплодотворения, изучались целым рядом исследователей как на светооптическом, так и на электронно-микроскопическом уровнях (Merry, 1941; Модилевский и др., 1958; Cass, Jensen, 1970; Norstog, 1972; Хведынич, 1974; Банникова, 1975, 1986; Mogensen, 1982). Применяемая нами методика — вычленение интактных зародышевых мешков — позволяет получить более целостную картину, так как наблюдение ведется на тотальной трехмерной структуре. Сочетание этого метода с традиционным получением срезов дает наиболее объективную картину развития зерновки злаков.

При принудительном самоопылении ячменя первое деление первичного ядра эндосперма наблюдали через 6 ч после опыления. На вторые сутки эндоспермальный ценоцит насчитывал от 32 до 64 ядер, на третьи — 128—256 (табл. I, *1*). Деления ядер в нуклеарном эндосперме в этот период проходили строго синхронно. Клеткообразование в эндосперме начиналось на 3-и—4-е сутки его существования с микропилярного конца ценоцита. На вычлененной эндоспермальной пленке наблюдалось заложение фрагмопластов между только что разделившимися сестринскими ядрами (табл. I, *2*).

Деление зиготы происходило не ранее, чем через 20 ч после опыления. Двухклеточный проэмбрио наблюдали в зародышевом мешке через 24 ч после нанесения пыльцы на рыльце. На третьи сутки зародыш насчитывал до 16 клеток и имел грушевидную форму (табл. I, *1*). На 6-е сутки зародыш представлял собой многоклеточное образование длиной около 30 мкм. Как видно на срезах и у тотальных зародышей в это время дифференциации еще не наблюдалось (табл. I, *3*).

Антиподы ячменя в числе 30 и более располагаются на вентральной поверхности зародышевого мешка вблизи халазы. Эти крупные клетки

с интенсивно окрашивающейся цитоплазмой на продольных срезах имели форму капли, вытянутой в дорсально-вентральном направлении. Узкими концами клетки вдаются в ткань нуцеллуса, широкими обращены к центральной клетке. На 3-й день после опыления в антиподах начинались признаки дегенерации (табл. I, *1*), на 6-й день в зародышевом мешке отмечались только остатки антиподальных клеток. Именно на 5—6-е сутки развития зерновки начиналась дифференциация клеток эндосперма. В нем становились различимы по меньшей мере три зоны. Одну из них — микропилярную — образуют мелкие, тесно упакованные клетки с густой цитоплазмой (табл. I, *3*). Вторую зону образуют более крупные клетки вентральной (халазальной) стороны эндосперма. Они вытянуты в тангентальном направлении, обладают толстыми оболочками и интенсивно окрашивающейся цитоплазмой. Морфология их типична для передаточных клеток (табл. I, *4*). К третьей группе относятся клетки основной массы эндосперма, в которых в последующем происходит накопление крахмала и белка. Эти клетки тонкостенные, в основном изодиаметрические, светлоокрашенные (табл. I, *3*, *4*).

В процессе развития зародыша и эндосперма нуцеллус лизируется и к 6-му дню после опыления практически отсутствует (табл. I, *4*).

В предыдущих работах нами отмечено, что степень прогамной совместимости ячменно-ржаных гибридных комбинаций различна и может варьировать от 20 до 80 % (Звейнек, Вишнякова, 1987; Вишнякова, Звейнек, 1989). Несмотря на имеющую место несовместимость пыльцевых трубок с пестиками, прогамная фаза оплодотворения у гибридных комбинаций проходила примерно в тех же временны́х параметрах, что и в контроле, т. е. через 1—1.5 ч после опыления пыльцевую трубку можно было наблюдать в зародышевом мешке. В данной работе не проводился анализ процесса оплодотворения при скрещиваниях — в исследование брали только те зародышевые мешки, в которых произошло двойное оплодотворение.

Развитие зародыша и эндосперма у гибридов начиналось, как правило, значительно позднее, чем в контроле. Это, по-видимому, можно объяснить как замедлением темпов слияния гамет, так и нарушением ритмичности последующих делений. В гибридной комбинации Sultan×Малыш-72 на 3-и сутки после опыления зачастую можно было наблюдать зиготу в стадии анафазы или телофазы. Максимальное число клеток проэмбрио в этой комбинации на 3-и сутки, как и у ряда других, составляло 4—5.

Изучение эмбриогенеза одновременно на вычлененных зародышах и срезах дает наиболее объективную картину. Сочетание этих двух методик позволило выявить, что наряду с замедлением темпов эмбриогенеза наблюдались остановка развития зародыша на ранних стадиях (табл. I, *5*; II, *1*, *2*, *3*), аномалии ядерных делений, приводящие к появлению микроядер и нарушению цитокинеза. Типичным явлением было неправильное заложение клеточных перегородок или их полное отсутствие, в результате чего образовывались многоядерные клетки (табл. II, *1*).

Во всех исследованных комбинациях скрещиваний развитие зародыша длилось не более 6 суток. Максимальное количество клеток зародыша равнялось 30—60. Такие зародыши встречались у изученных комбинаций с разной частотой. Наибольшее количество таких недифференцированных зародышей наблюдалось в комбинациях скрещиваний, где материнским компонентом были сорта ячменя Оксамыт, Одесский 17, Оредежский (см. таблицу).

Развитие эндосперма в гибридных комбинациях также зачастую отличалось замедленными темпами. Во многих зародышевых мешках через 72 ч после опыления количество ядер эндосперма достигало только 4—8. Это были, как правило, аномальные ядра, возникшие в результате нарушений митотических делений (табл. II, *2*, *4*). Зачастую уже первое деление в эндосперме было аномальным, в результате чего возникало одно полиплоидное ядро. Типичными отклонениями от нормального хода ядерных делений было образование

Характеристика постгамного развития гибридных (F_0) зерновок в комбинациях скрещиваний ряда сортов ячменя (♀) с рожью сорта Малыш-72 (♂)

Сорт ячменя	Число исследованных семяпочек, шт	Число оплодотворенных семяпочек, %	Число семяпочек, в которых зародыши достигают 30—60 клеток, %	Число семяпочек, в которых эндосперм насчитывает 100 и более ядер, %
Оксамыт	48	66.7	50.0	37.5
Erfa	37	75.0	10.2	39.2
Одесский 17	40	70.0	35.7	39.3
Proctor	60	20.0	16.6	33.2
Sultan	47	38.3	22.2	16.6
Maris Mink	54	28.2	26.6	80.0
Vada	46	60.9	14.2	25.2
Оредежский	52	77.0	30.0	15.0

единичных и множественных мостов, а также мостов слипания в анафазе и телофазе, положение отдельных хромосом вне митотического аппарата, нерасхождение дочерних групп хромосом, образование многополюсных митозов, эндомитозы. Результатом массовых нарушений ядерных делений, характерных для всех изученных нами эндоспермальных ценоцитов, являлось возникновение чрезвычайно полиморфных ядер по величине, плоидности, количеству ядрышек, содержанию хроматина. Аномальные ядра были распространены по всему объему эндоспермального ценоцита. Определенное число составляли крупные полиплоидные ядра как реституционные, возникшие в результате нарушения расхождения хромосомных комплексов, так и ядра, являющиеся продуктом эндорепродукции. Первые, как правило, имеют сложную конфигурацию, вторые — округлую форму. Определенную долю аномальных ядер составляли микроядра, возникшие, по-видимому, из одиночных хромосом или групп хромосом, находящихся вне веретена во время деления ядра. Типичным компонентом гибридных эндоспермов были комплексы, состоящие из нескольких связанных между собой ядер; ядра с политенными хромосомами, возникшие в результате эндомитоза; агглютинированные ядра (табл. II, *2, 4*). Синхронность ядерных делений, типичная для развития нуклеарной стадии эндосперма в норме, не наблюдалась.

Характерным для гибридных эндоспермов явлением, наблюдавшимся у всех изученных комбинаций, было наличие очень крупных ядер в микропилярной части эндоспермального ценоцита (табл. II, *2*). Линейные размеры этих ядер в 3—4 раза превышали размеры наиболее морфологически однородных ядер эндосперма. Цитоплазма в этой зоне эндоспермального ценоцита окрашивалась интенсивнее по сравнению с другими его частями. Наряду с полиплоидными ядрами здесь наблюдались агглютинированные ядра и сгустки хроматина (табл. II, *2*).

Образование клеточных оболочек в гибридных эндоспермах наблюдалось нами крайне редко и, как правило, не захватывало весь объем эндоспермального ценоцита. Заложение клеточных перегородок осуществлялось в отдельных участках ценоцита, характеризующихся содержанием более или менее нормальных ядер. Локальное клеткообразование отмечали в эндосперме у комбинаций Vada×Малыш-72 и Оредежский×Малыш-72.

Максимальное количество ядер, которое мы наблюдали в гибридных эндоспермах, равнялось 300 и немногим более. Однако такие сравнительно развитые эндоспермы далеко не всегда имелись в тех же зародышевых мешках, где были максимально развитые зародыши (см. таблицу).

Отмечали большую вариабельность степени деструктивных процессов в эмбрио- и эндоспермогенезе в пределах одной комбинации. Это выражалось в том, что одновозрастные зерновки могли иметь различное количество клеток

зародыша и ядер эндосперма, а также отличаться по степени их аномалий. Например, в комбинации Erfa×Малыш-72 наряду с почти нормальными по морфологии 5—6-дневными эндоспермальными ценоцитами встречались зародышевые мешки, где в эндосперме насчитывалось не более 8 огромных неправильной формы политенных ядер. Размеры одновозрастных зародышевых мешков, содержащих неодинаково развитые зародыш и эндосперм, были различны.

Очень характерным для изученных нами гибридных зерновок являлось развитие 8—16-клеточного проэмбрио в зародышевых мешках, где эндосперм насчитывал 2—4 ядра, т. е. практически отсутствовал (табл. II, *3*).

Цитоплазма гибридных эндоспермальных ценоцитов также часто выглядела аномальной, сильно вакуолизированной, «пенистой», что несомненно является выражением деструктивных процессов, происходящих в ней.

Зачастую в гибридных зерновках на 5—6-й день развития наблюдалась полная дегенерация содержимого зародышевого мешка. Нуцеллярная ткань при этом оставалась интактной (табл. II, *5*).

Обсуждение

Известно, что развитие зародыша и эндосперма происходит сопряженно, в тесной взаимосвязи. У злаков, как и у большинства покрытосеменных растений, эндосперм начинает развиваться первым. У ячменя деление первичного ядра эндосперма происходит через 6—8 ч после опыления, что примерно на 15 ч раньше, чем первое деление зиготы. В исследованных нами гибридных комбинациях этот процесс был, как правило, нарушен. Деление первичного ядра эндосперма происходило гораздо позднее, чем в контроле, и темпы эндоспермальных митозов также были замедлены. Во всех изученных гибридных комбинациях эндоспермогенез происходил с той или иной степенью аномалий митотических делений (отставание хромосом, образование мостов, реституционных ядер, агглютинация хроматина и т. п.), наблюдались картины эндорепродукции. Бóльшая часть подобных нарушений ядерных делений в гибридных эндоспермах злаков отмечена ранее (Банникова, Хведынич, 1971; Банникова, 1975, 1986; Kaltsikes et al., 1975; Орлова, Авалкина, 1983, 1986; Орлова, 1988, и др.). Эти нарушения могут быть обусловлены целым комплексом причин. M. D. Bennett (1974), исследуя пшенично-ржаные гибриды, предположил, что нарушение ядерных делений в гибридном эндосперме обусловлено различиями в скорости репликации ДНК хромосом партнеров скрещиваний. В дальнейших исследованиях он показал, что крайним случаем различий в митотических циклах у скрещиваемых растений является элиминация хромосом одного из родителей, как это наблюдается у межвидовых гибридов ячменя (Bennett et al., 1976). И. Н. Орлова (1988) считает, что одной из причин, определяющих нестабильность пшенично-ржаных гибридов, выражающуюся, в частности, в нарушениях эндоспермогенеза, является ядерно-цитоплазматическая несовместимость. Кроме того, анализируя такие отдаленные скрещивания, как ячмень×рожь, нельзя исключить и отсутствие гомологии геномов партнеров скрещиваний (Банникова, 1986).

Известно, что в эндоспермах даже нормально формирующихся семян у многих растений имеют место несовершенные митозы, приводящие к возникновению аномальных ядер в основном в халазальной зоне зародышевого мешка (Петрова, 1977; Соколов и др., 1981). У колосовых злаков это явление начинает отмечаться в эндосперме преимущественно после 7-го митотического деления (Орлова, Авалкина, 1983). В гибридных эндоспермах злаков подобные нарушения появляются раньше, отличаются большим разнообразием и распространены во всех частях эндоспермального ценоцита (Kaltsikes et al., 1975; Орлова, Авалкина, 1983). Однако у таких гибридов, как тритикале, накопление подобных аномалий начинается, как правило, не раньше 7—8-го деления и в ряду последовательных

митозов приводит к некрозам локальных зон эндосперма и соответственно к морщинистости и щуплости зерновки (Kaltsikes et al., 1975; Орлова, Авалкина, 1983, 1986).

В нашем опыте во многих эндоспермальных ценоцитах несовершенными были уже первые деления ядер эндосперма. Поэтому их развитие прекращалось зачастую на самых первых стадиях развития, когда число ядерных делений не превышало трех. Как правило, это происходило в тех зародышевых мешках, где наблюдалось образование полиплоидных ядер, возникших в результате нерасхождения хромосом в анафазе, а также в результате эндорепродукции. Появление таких нарушений, как правило, означает прекращение ядерных делений (Ченцов, 1978).

Довольно типичным для исследованных нами зерновок является развитие эндосперма до стадии 120—300 ядер (количество ядер в нашем опыте не могло составить геометрическую прогрессию в силу нарушений их делений). При этом чрезвычайный полиморфизм свидетельствовал о генетической разнородности ядер, а также об их различном функциональном состоянии и различной степени дефектов.

Как уже отмечалось, распространение аномальных ядер в изученных нами эндоспермальных ценоцитах не было приурочено к их определенным зонам. Но зачастую микропилярная часть эндосперма была заполнена особенно крупными полиплоидными ядрами или сгустками хроматина. Более плотное по сравнению с другими частями эндоспермального ценоцита расположение ядер в микропилярном районе характерно и для нормального развития эндосперма злаков. Нами и другими исследователями (Орлова, Авалкина, 1983; Schel et al., 1984) отмечено, что именно здесь образуются более плотно упакованные клетки с цитоплазмой, окрашивающейся интенсивнее, чем цитоплазма основной массы клеток эндосперма. Клетки микропилярного района первыми подвергаются лизису, поставляя метаболиты для развивающегося зародыша. Возникновение крупных полиплоидных ядер в микропилярном районе, аналогичных отмеченным нами, описано в гибридных эндоспермах тритикале и аллоплазматической пшеницы (Орлова, Авалкина, 1983, 1986). Образование таких ядер объясняют нерасхождением сестринских групп хромосом или их слиянием из-за недостатка цитоплазмы в этом районе. Впоследствии в таких аномальных ядрах начинаются агглютинация и дегенерация хроматина. Авторы считают деструктивные процессы в микропилярной зоне эндоспермального ценоцита решающими для гибели гибридного зародыша у тритикале и аллоплазматической пшеницы.

Дегенерация аномальных ядер мешает нормальному росту эндосперма и, воздействуя на окружающие ткани, увеличивает некротические зоны (Sheldrake, 1974). Поскольку в нашем опыте бóльшая часть ядер эндосперма была представлена аберрантами, некротизировался весь ценоцит, и на 8—10-е сутки после опыления даже в зерновках, по величине не отличающихся от контрольных такого же возраста, обнаруживались только дегенерировавшие остатки ядер и цитоплазмы. Формирование таких невыполненных зерновок, образовавшихся за счет разрастания стенок завязи, часто описывается при гибридизации злаков.

Аномалии в развитии ячменно-ржаных зародышей достаточно детально описаны ранее (Банникова, Хведынич, 1974; Fedak, 1977). Отмеченные и нами нарушения эмбриогенеза, характерные для исследованных комбинаций (замедление темпов деления, образование микроядер, нарушение цитокинеза), происходят так же, как и в эндосперме, прежде всего из-за нарушений характера и темпов ядерных делений. Однако в зародыше они выражены гораздо слабее, чем в эндосперме. Тем не менее Банникова (1986) считает, что основная причина гибели гибридной зерновки кроется именно в гибридной природе ядер зародыша, а аномально развивающиеся эндосперм и материнские ткани являются дополнительными, хотя и существенными факторами, приводящими к гибели семян.

Обсуждая этот тезис, нельзя не коснуться вопроса о взаимодействии зародыша и эндосперма на ранних этапах их развития. В последнее время многие исследователи склоняются к тому, что в первые дни своего развития зародыш не потребляет питательных веществ из эндосперма и трофическую функцию последний начинает выполнять только со стадии видимой морфологической дифференциации зародыша (Bhatnagar, Sawhney, 1981; Schel et al., 1984, и др.). Активные деления ядер и клеток, происходящие в первые дни развития эндосперма, отсутствие в нем достаточного количества крахмала и липидов позволяют заключить, что в это время он может служить средой для транспорта метаболитов из тканей, окружающих зародышевый мешок, в частности через халазу.

Наблюдаемые нами картины опережающего развития гибридного зародыша по отношению к эндосперму и развития проэмбрио в отсутствие эндосперма фактически подтверждают, что начальное развитие зародыша может происходить более или менее автономно по отношению к эндосперму. Мы не можем указать продолжительность данного периода, поскольку в нашем опыте гибридные зародыши погибали, не достигнув стадии видимой дифференциации. Их раннюю гибель можно объяснить по меньшей мере двумя причинами. Во-первых, аномалиями в развитии самого зародыша, во-вторых, нарушением функции эндосперма, который не только не выполняет присущей ему роли, но и, некротизируясь сам, может оказывать ингибирующее влияние на развитие зародыша.

Отсутствие лизиса нуцеллуса, наблюдаемое в гибнущих на ранних стадиях гибридных зерновках, также является следствием нарушения функции эндосперма, который в норме имеет целую систему, способствующую абсорбции питательных веществ из спорофитных тканей семяпочки. Это и описанные выше передаточные клетки халазальной зоны эндосперма ячменя, известные также для эндосперма пшеницы (Huber, Grabe, 1987) и кукурузы (Schel et al., 1984), и показанные для ряда растений выросты оболочек эндоспермальных клеток в микропилярном и халазальном районах (Newcomb, Steeves, 1971; Орел, Шмараев, 1987, и др.).

Таким образом, у изученных нами гибридов F_0 ячменя с рожью нарушена вся программа взаимодействия зародыша с эндоспермом, с одной стороны, и системы зародыш—эндосперм со спорофитными тканями семяпочки — с другой. Происходит типичное для отдаленной гибридизации нарушение развития организма как «согласованного целого» (Шмальгаузен, 1964; Банникова, 1986). Однако показанная нами вариабельность в степени нарушения этой согласованности у разных комбинаций скрещиваний позволяет вести поиск более целенаправленно, исключая из исследования генотипы, где прогамная и постзиготическая несовместимость выражены в большей степени. Эмбриологические исследования, позволяющие визуализировать и оценивать степень несовместимости, являются поэтому важным этапом поиска генотипов, перспективных для преодоления несовместимости ячменя с рожью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П. Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наук. думка, 1975. 283 с. — *Банникова В. П.* Межвидовая несовместимость у растений. Киев: Наук. думка, 1986. 232 с. — *Банникова В. П., Хведынич О. А.* Ранние этапы формирования эндосперма при гибридизации ячменя с рожью // V Всесоюз. совещ. по эмбриол. Кишинев, 1971. С. 12. — *Банникова В. П., Хведынич О. А.* Развитие зародыша при гибридизации ячменя с рожью // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 1. С. 97—101. — *Вишнякова М. А., Звейнек С. Н.* Взаимодействие пыльцы и пыльцевых трубок с пестиком в ряде комбинаций скрещивания ячменя с рожью (*Hordeum vulgare* L.×*Secale cereale* L.) // Цитология и генетика. 1989. Т. 23, № 2. С. 3—8. — *Звейнек С. Н., Вишнякова М. А.* Взаимодействие пыльцы ржи сорта Малыш-72 с пестиками различных сортов ячменя // Проблемы размножения цветковых. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1987. С. 15. — *Модилевский Я. С., Оксиюк П. Ф., Худяк М. И.* и др. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев: Изд-во АН УССР,

1958. 336 с. — *Орел Л. И., Шмараев И. Г.* Ультраструктура оболочки зародышевого мешка *Triticum aestivum* (*Poaceae*) после оплодотворения // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 6. С. 753—757. — *Орлова И. Н.* Цитология эндосперма гибрида мягкой пшеницы с рожью // Цитология. 1988. Т. 30, № 9. С. 1042—1047. — *Орлова И. Н., Авалкина Н. А.* Развитие нуклеарного эндосперма пшеницы, ржи и тритикале // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1983. Т. 74. С. 6—15. — *Орлова И. Н., Авалкина Н. А.* Приготовление препаратов целых зародышевых мешков пшеницы, ржи и тритикале. Метод. указ. Л.: ВИР, 1985. 12 с. — *Орлова И. Н., Авалкина Н. А.* Цитоэмбриологическая характеристика аллоплазматической пшеницы // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1986. Т. 96. С. 43—50. — *Петрова Т. Ф.* Цитоэмбриология лилейных. М.: Наука, 1977. 213 с. — *Соколов И. Д., Романов И. Д., Аминов Н. Х.* Цитология эндосперма цветковых растений. Киев; Донецк: Вища шк., 1981. 172 с. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1974. 24 с. — *Хведынич О. А., Банникова В. П.* Нарушения в процессе оплодотворения при гибридизации ячменя с рожью // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 8. С. 1111—1120. — *Ченцов Ю. С.* Общая цитология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 344 с. — *Шмальгаузен И. И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 136 с. — *Bennet M. D.* Meiotic, gametophytic and early endosperm development in triticale // Proc. Int. Triticale Symp. Ottawa, 1974. P. 137—148. — *Bennett M. D., Finch R. A., Barclay I. R.* The time rate and mechanism of chromosome elimination in *Hordeum* hybrids // Chromosoma. 1976. Vol. 54. P. 175—200. — *Bhatnagar S. P., Sawhney V.* Endosperm: its morphology, ultrastructure and histochemistry // Int. Rev. Cytol. 1981. Vol. 73. P. 55—102. — *Brink R. A., Cooper D. C.* The antipodals in relation to abnormal development endosperm behaviour in *Hordeum jubatum* × *Secale cereale* seeds // Genetics. 1944. Vol. 29. P. 4. — *Brink R. A., Cooper D. C., Ausherman L. E.* A hybrid between *Hordeum jubatum* × *Secale cereale.* Reared from an artificially cultivated embryo // J. Hered. 1944. Vol. 35. P. 65—75. — *Cass D. D., Jensen W. A.* Fertilization in barley // Amer. J. Bot. 1970. Vol. 57. P. 62—70. — *Fedak G.* Haploid from barley×rye crosses // Canad. J. Genet. Cytol. 1977. Vol. 19. P. 15—19. — *Fedak G.* A viable hybrid between *Hordeum vulgare* and *Secale cereale* // Cereal. Res. Commun. 1978. Vol. 6. P. 353—358. — *Fedak G., Nakamura C.* Chromosomal instability in a hybrid between *Hordeum vulgare* and *Secale vavilovii* // Canad. J. Genet. Cytol. 1982. Vol. 24. P. 207—212. — *Finch R. A., Bennett M. D.* Mitotic and meiotic chromosome behaviour in new hybrids of *Hordeum* with *Triticum* and *Secale* // Heredity. 1980. Vol. 44. P. 201—209. — *Huber A. G., Grabe D. F.* Endosperm morphogenesis in wheat: termination of nuclear division // Crop. Sci. 1987. Vol. 27. P. 1252—1256. — *Kaltsikes R. J., Raupakias D. G., Thomas J. B.* Endosperm abnormalities in *Triticum—Secale* combinations. 1. × *Triticosecale* and its parental species // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 2050—2067. — *Kruse A.* Intergeneric hybrids between *Hordeum vulgare* L. ssp. *distichum* (v. Pallas, 2n=14) and *Secale cereale* L. (v. Petcus, 2n=14) // Royal Veter. Agric. College Yearbook. Copenhagen, 1967. P. 82—92. — *Kruse A.* An in vivo/vitro embryo culture technique // Hereditas. 1974. Vol. 77. P. 219—224. — *Merry J.* Studies on the embryo of *Hordeum sativum.* I. The development of the embryo // Bull. Torr. Bot. Club. 1941. Vol. 68. P. 585—598. — *Mogensen H. L.* Double fertilization in barley and the cytological explanation for gaploid embryo formation, embryo-less caryopses and ovule abortion // Carlsberg Res. Commun. 1982. Vol. 47. P. 313—354. — *Newcomb W., Steeves T. A. Helianthus annuus* embryogenesis: embryo sac wall projections before and after fertilization // Bot. Gaz. 1971. Vol. 132. P. 367—371. — *Norstog K.* Early development of the barley embryo: fine structure // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 52. P. 1219—1222. — *Schel J. H. N., Kieft H., Lammeren A. A. M. van.* Interaction between embryo and endosperm during early development stages of maize caryopsis (*Zea mays*) // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62. P. 2842—2853. — *Sheldrake A. R.* The ageing, growth and death of cells // Nature (London). 1974. Vol. 250. P. 381—384. — *Thompson W. R., Johnston D.* The cause of incompatibility between barley and rye // Canad. J. Res. 1945. Vol. 23. C. P. 1—15.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 1 VI 1989.

SUMMARY

Embryo- and endospermogenesis of the F_0 series of combinations of rye and barley crossings are studied. Some disturbances in embryo development (delay and anomalies in nuclei divisions) and its early degeneration are noted. Endospermogenesis is characterized by very frequent disturbances of nuclear divisions, leading to nuclear polymorphism, endosperm mixoploidy, formation of nuclear complexes and micronuclei, nuclear material agglutination. Accumulation of these anomalies leads to caryopsis death on the fifth-ninth days of the development. Great diversity in the degree of manifestation of intergeneric incompatibility of rye and barley was observed. The diversity was noted both between the different combinations studied and within the same combination of crossing.

УДК 581.454 : 582.5/.9

Т. В. Гендельс

О НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМАХ МОРФОЛОГИИ ЛИСТА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ И ПОДХОДАХ К ИХ РЕШЕНИЮ

T. V. GUENDELS. ON SOME PROBLEMS OF LEAF MORPHOLOGY IN ANGIOSPERMS AND ON THE WAYS TO THEIR SOLUTION

Морфологические признаки листа все шире используются в систематике и филогении покрытосеменных. Однако это пока не привело к решению целого ряда вопросов, касающихся эволюционных тенденций преобразований листа. По мнению автора, это объясняется прежде всего тем, что некоторые признаки листа рассматриваются как эволюционирующие независимо. Кроме того, примитивность признаков устанавливается иногда достаточно субъективно. Предложен один из возможных подходов к изучению морфологического преобразования листа в онто- и филогенезе на примере древесных двудольных, который может привести к решению некоторых проблем морфологии листа. Суть подхода состоит в рассмотрении морфологического преобразования листа как преобразования системы — совокупности элементов, составляющих внешнее выражение структуры листа.

Изучение листа покрытосеменных, особенно в последние 30 лет, в значительной степени связано с использованием его морфологических признаков в систематике и филогении. К сожалению, морфология листа чаще выступает не как основа для филогенетических построений, а лишь как иллюстрация тех или иных концепций. Интерпретация морфологических данных в большинстве случаев определяется системой взглядов исследователя на основные положения эволюционного учения: моно- и полифилию, микро- и макрофилогенез и т. д. Так, например, на подходы к решению проблемы анцестрального листа оказывают влияние уже сложившиеся взгляды на филогению покрытосеменных. При этом в качестве анцестрального априори принимается нерасчлененный лист. Сторонники монофилетического происхождения покрытосеменных с *Magnoliidae* в основании древа в качестве анцестрального листа выделяют морфотип, характерный для современных *Winteraceae*, однако это не означает, по их мнению, что ископаемый образец с тем же сочетанием признаков относится непременно к этому семейству (Hickey, Wolf, 1975; Cronquist, 1988). L. Hickey (1978) подтверждает это и палеоботаническими данными по меловым представителям Потомакской и Дакотской формаций. R. Melville (1969, 1971), указывая в качестве возможных предков покрытосеменных представителей *Glossopteridales*, считает, что у части современных покрытосеменных реализованы не только морфотипы этой группы, но и тенденции преобразования жилкования пластинки, в частности в сем. *Proteaceae*. В. А. Красилов (1989) выводит современные покрытосеменные от определенной группы проангиоспермов и в связи с этим выделяет две эволюционные линии: цикадеоидную, к которой среди ранних антофитов относит проторанункулоиды, протогамамелиды и, возможно, протоалисматиды, и беннеттито-гнетоидную, от которой берут начало протомирикоиды, протохлорантоиды и граминоидные однодольные. В качестве достаточно веских аргументов для доказательства своих построений Красилов использует «историческую информацию» по листу, т. е. палеоботанические данные.

Как видно из приведенных примеров, палеоботанические данные с равным успехом служат в качестве доказательств весьма различных представлений о филогении покрытосеменных.

Особенность использования структуры листа в филогенетических построениях, так же как для целей систематики, состоит в том, что анализируются отдельно взятые признаки листа. Эти признаки рассматриваются вне связи между собой и как имеющие независимые эволюционные тенденции. Для них часто строятся сравнительно-морфологические ряды, и затем в рядах по тем или иным соображениям определяются примитивные признаки. Чаще всего примитивным называется признак, характерный для таксона, примитивность которого устанавливается по ряду других признаков, не имеющих отношения к листу. Иногда преобразованию той или иной структуры листа придавали тенденции, установленные для других групп высших растений как современных, так и вымерших. Такие ряды построены, например, для жилкования пластинки, для нодальных и петиолярных структур. Подобный способ построения сравнительно-морфологических рядов путем выведения одних форм из других при недостаточно обоснованном определении анцестрального признака уже был предметом критики (Periasam, Swamy, 1978; Klotz, 1984; Meacham, 1984). Так, K. Periasam и B. Swamy (1978) отмечают, что понятие эволюции сначала применялось только к таксонам. После установления генетикой независимого наследования признаков эволюцию начали анализировать применительно и к признакам, и к органам в целом, принимая независимость их эволюционных путей. В дальнейшем эволюционный статус таксона стали определять через сочетание признаков с учетом уровня их продвинутости. Однако, как считают указанные выше авторы, эти приемы ненадежны, а результаты субъективны и недоказуемы. Следует, однако, отметить, что ряд авторов указывали на необходимость рассмотрения проводящей системы листа в комплексе составляющих ее частей (Кикнадзе, 1955; Анели, 1962; Howard, 1974; Оганезова, 1977а, б; Neubauer, 1981), тем не менее до сих пор части проводящей системы листа в узле, черешке и в пластинке рассматриваются как эволюционирующие независимо.

За последние 20 лет в описательной морфологии листа достигнуты значительные успехи: созданы новые классификации, детализируются признаки жилкования листовой пластинки, привлекаются новые диагностические признаки. Однако с момента зарождения и по сей день формы листа в описательной морфологии выделяются, как правило, без учета характера их становления. Как отметил Hickey (1973), автор самой распространенной за рубежом классификации листьев покрытосеменных, «морфология лишь определяет пространственную конфигурацию и координацию составляющих элементов, без рассмотрения гистологии, функций, происхождения и гомологии» (с. 17). В значительной степени это связано с широким использованием листа в палеоботанических исследованиях, в которых анализируется только его пластинка (или листочек). Однако эталоны именно такой описательной морфологии служат подчас основой для сравнительной морфологии и используются в филогенетических построениях.

Р. Саттлер (1982), подробно разбирая различные аспекты теоретической морфологии, убедительно показал, что «описательная морфология не может быть абсолютно нейтральной и независимой основой для сравнительных и других исследований... Она только тогда может быть основой для теоретической морфологии, когда эталоны сравнительной морфологии проецируются на описание структур» (с. 475).

Среди многообразия листьев покрытосеменных, как правило, выделяется в качестве эталона лист типичного строения, имеющий в своем составе пластинку, черешок и прилистники. В сравнительной морфологии его части гомологизируются с частями листьев всех других типов. При этом нередко разгораются дискуссии, например, по поводу трактовки у разных типов основания листа, черешка, прилистников (Имс, 1964). Описательная морфология листа не только

не базируется на сравнительной, но в какой-то мере несет на себе печать формальной морфологии со всеми ее недостатками. Выделение единственного морфотипа как основного (исходного) одновременно отражает и конкретный взгляд на монофилию, согласно которому предполагается преобразование листа одного морфотипа и при этом не учитывается возможность различных путей становления самих предковых структур, в частности через преобразование побеговой системы предковой формы, и, таким образом, недооцениваются достижения теломной теории.

Если попытаться оценить современное состояние знаний о морфологии листа, особенно эволюционной, то, образно говоря, она оказалась заложницей филогении, описательной и сравнительной морфологии. По ставшему уже расхожим замечанию Д. Скотта (цит. по Первухиной, 1970 : 124), филогения все время ставится впереди морфологии — как телега перед лошадью.

До сих пор суждения об эволюции нодальных и петиолярных структур, жилковании пластинки, об анцестральном типе (или типах) листа покрытосеменных, о природе и филогенетическом значении прилистников и других морфологических признаках листа достаточно противоречивы.

Между тем лист покрытосеменных, и в том числе древесных двудольных, имеет свои особенности в плане его преобразования в филогенезе. Значительное разнообразие морфотипов листа по-разному реализуется в таксонах разного ранга, объема и филогенетического уровня. Наряду с монотипными по листу крупными порядками имеются роды с большим числом морфотипов и их разным сочетанием. Морфологическое преобразование листа в таких родах протекает в различных направлениях. В некоторых родах представлен простой цельный лист с краспедодромным жилкованием. В роде *Acer* такой тип листа встречается наряду с пальчатолопастным, перистосложным и простым цельным с перисто-пальчатым жилкованием; в роде *Sorbus* — с перистосложным, перистолопастным и полусложным; в роде *Viburnum* — с пальчатолопастным и простым с акродромным совершенным и несовершенным жилкованием. Известно как формируется тот или иной тип листа в онтогенезе, но для установления места данного морфотипа (а следовательно, и соответствующего типа морфогенеза) в филогенезе каждого рода следует установить — каков был прототип листа в каждом конкретном случае, а также в каком направлении и как происходит смена типов морфогенеза листа в филогенезе таксонов. Установление природы листа тем более актуально, что в категорию, терминологически обозначаемую как «лист простой», входят морфотипы, имеющие разные пути становления.

В описательной морфологии под термином «перистое жилкование» объединяется значительная по разнообразию и различающаяся целым рядом признаков группа форм, которая имеет не только различные пути становления в онтогенезе, но и представляет собой разные уровни преобразования в филогенезе.

Учитывая предшествующий опыт в изучении морфологических особенностей листа как базы для систематики и филогении, нами была предпринята попытка разработать подход к изучению морфологического преобразования листа в онто- и филогенезе. Была проведена серия исследований с целью изучения особенностей формирования различных типов листьев с учетом их жилкования в онтогенезе, строения проводящей системы узла, черешка и проводящей системы пластинки (Гендельс, 1988а, б, 1989). Была также предпринята попытка изучить преобразование листа в роде *Sorbus* (Гендельс, 1990а) и в роде *Magnolia* (Гендельс, 1990б). У последнего изменяется строение проводящей системы узла без видимых морфологических изменений пластинки. Оказалось, что в роде *Magnolia* такое преобразование проводящей системы узла в значительной мере связано с развитием прилистников, их проводящей системой, на что раньше не обращали внимания.

В результате проведенных исследований мы попытались создать методические основы изучения морфологического преобразования листа двудольных на

примере их древесных представителей. Мы исходили из рассмотрения морфологического преобразования листа в онто- и филогенезе как преобразования системы — совокупности элементов, составляющих внешнее выражение структуры листа, — его архитектуры, следуя терминологии Hickey (1973). Показателем преобразования листа может быть изменение любого элемента: формы, края, жилкования пластинки и т. д. В качестве одного из ведущих показателей преобразования архитектуры листа следует использовать строение проводящей системы, которая рассматривается в комплексе составляющих ее элементов, несмотря на то что строение проводящей системы в узле и черешке не является внешним выражением архитектуры листа, но представляет непрерывную структуру.

Как было установлено (Bugnon et al., 1969; Jeune, 1972, 1980; Борисовская, Соколова, 1978), характер развития проводящей системы листа связан с особенностями его морфогенеза. В результате проведенных нами исследований удалось подтвердить эту зависимость и с преобразованием листа в филогенезе (Гендельс, 1989, 1990а, б).

Морфологические преобразования листа могут носить весьма различный характер и происходить на разных стадиях его развития. В близкородственных группах растений они отражают изменения морфогенеза, начиная с исходного типа — прототипа. В зависимости от характера морфологических преобразований прототипа по-разному будет происходить и преобразование его проводящей системы. Изучение связи между преобразованием архитектуры листа и его проводящей системой — одна из задач исследования.

Морфологическая эволюция растений имеет свои особенности, обусловленные спецификой их онтогенеза (Тахтаджян, 1964; Лодкина, 1983; Серебрякова, 1983). М. М. Лодкина, в частности, отмечает, что «у растений не часто удается подметить настоящие рекапитуляции в развитии отдельного органа, но зато они нередки в виде фиксации фаз в разных членах серии». Это дает нам основания использовать в изучении морфологического преобразования листа не только «настоящие» листья — дефинитивные листья срединной формации однолетнего побега, но и другие члены листовой серии побега. Чаще рекапитуляции сохраняются в листовых членах низовой формации, которые у большинства двудольных представлены элементами почечного покрова: чешуями и катафиллами. Исключение составляют профиллы, специализированные элементы, развитие которых идет по иному пути, чем других членов листовой серии (Имс, 1964).

Рекапитуляции могут быть обнаружены не только в строении дефинитивных структур листовой серии побега, но и в процессе их развития. Именно поэтому в поисках их рекапитуляций следует обращаться к изучению онтогенеза членов листовой серии побега, в частности к стадии органогенеза, следуя B. Jeune (1980). Это позволяет обнаружить признаки, исчезающие в процессе завершения онтогенеза листа. Например, прилистники, которые могут закладываться, но не развиваться, лопастность, которая может обнаруживаться только у зачатка листа, как у *Tropaeolum*, и исчезать у взрослого.

Реализация описанного выше подхода к изучению морфологического преобразования листа в онто- и филогенезе осуществляется в ходе комплексного сравнительно-морфологического исследования. На практике такое исследование носит поэтапный характер и определяется особенностями преобразования листа в изучаемой группе растений. Одной из задач исследования следует считать установление признаков — индикаторов морфологического преобразования. В значительной степени это относится к признакам жилкования пластинки листа. Например, наличие базальных жилок в жилковании цельного листа указывает на пальчато-лопастной прототип, а степень их развития — на различное участие лопастей в формировании пластинки. Признаки прототипа могут сохраняться и в строении проводящей стистемы черешка, как в случае рода *Viburnum* и др. Выявление признаков-индикаторов дает возможность сократить объем

последующих исследований, позволяя уже на первом сравнительно-морфологическом этапе устанавливать прототип для той или иной формы листа, или типа жилкования. Результатом первого этапа исследований должна быть полная характеристика листа по всему комплексу морфологических признаков.

Второй этап — сравнительное изучение топографии проводящих пучков узла и черешка. На основе серийных срезов, начиная с зоны узла (а иногда требуется исследовать и нижележащее междоузлие), создается пространственная реконструкция хода проводящих пучков на всем протяжении черешка до основания листовой пластинки (или листочков сложного листа) с непременной фиксацией способа вхождения боковых жилок (или соответственно медианных жилок) в проводящую систему черешка. В ходе изучения почек и растущих однолетних побегов устанавливаются морфологические особенности почечных покровов, в том числе и особенности их проводящей системы, и стадии органогенеза листьев. В период внепочечного роста не только листья, но и элементы почечного покрова претерпевают значительные морфологические преобразования — особенность, которую также следует использовать для установления рекапитуляций, например, именно в период внепочечного роста катафиллов *Armeniaca sibirica* особенно отчетливо проявляется перистолопастной прототип зачатка.

Воссоздание путей преобразования листа в изучаемом таксоне, установление прототипа, способов и направлений преобразований, установление связей между преобразованием разных элементов системы листа делается на основе анализа всех полученных результатов.

Отсутствие каких-либо представлений о закономерностях морфологической эволюции листа покрытосеменных не оставило нам выбора и поставило перед необходимостью начинать изучение морфологического преобразования с таксонов низшего ранга. Однако наибольший интерес представляют роды и семейства, которым свойственны и различные типы листа, и типы жилкования. Изучение морфологического преобразования листа в близкородственных группах растений (в родах и семействах) в разных филогенетических линиях покрытосеменных позволяет использовать их как модельные объекты для установления морфологических закономерностей эволюции: установление способов и направлений морфологических преобразований, связей между преобразованием формы листа и жилкования, выяснения причин столь удивительного сходства и типов листьев, и, что особенно важно, типов жилкования среди представителей покрытосеменных не только разного таксономического уровня, но и разных филогенетических линий.

Палеоботанические данные, с нашей точки зрения, должны дополнять исследования по изучению преобразования листа современных представителей. Они естественным образом должны входить в ряды, построенные на основе изучения современных представителей. При этом речь должна идти о преобразовании не таксонов, а морфотипов, поскольку дериваты прототипов могут быть реализованы в разных таксономических единицах.

На основе предлагаемого подхода изучено преобразование листа в сем. *Rosaceae* и установлен один из прототипов листа покрытосеменных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений (каулифолиарная проводящая система древесных двудольных растений): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с. — *Борисовская Г. М., Соколова Е. А.* К методике изучения структуры черешка на примере представителей сем. *Euphorbiaceae* // Вестн. ЛГУ. Биология. 1978. № 15. С. 40—48. — *Гендельс Т. В.* Формирование листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 4. С. 553—562. — *Гендельс Т. В.* Особенности морфогенеза листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 11. С. 1554—1559. — *Гендельс Т. В.* Строение проводящей системы узла и черешка в аспекте морфогенеза листа древесных двудольных // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 8. С. 1154—1160. — *Гендельс Т. В.* Морфологическое преобразование листа в роде *Sorbus* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 1990а. Т. 75, № 1. С. 57—61. — *Гендельс Т. В.* Проводящая система листа у представителей рода *Magnolia*

(*Magnoliaceae*) // Бот. журн. 1990б. Т. 75, № 5. С. 667—675. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Кикнадзе Г. С.* Опыт изучения филогении *Umbelliferae* Moris с использованием анатомического строения вегетативных органов: Автореф. дисс. . . . канд. биол. наук. Л., 1955. 15 с. — *Красилов В. А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 262 с. — *Лодкина М. М.* Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, № 2. С. 239—253. — *Оганезова Г. Г.* К методике изучения структуры узла на примере представителей семейства Барбарисовых // Биол. журн. Армении. 1977а. Т. 30, № 9. С. 53—57. — *Оганезова Г. Г.* К методике изучения строения черешка на примере представителей семейства Барбарисовых // Биол. журн. Армении. 1977б. Т. 30, № 11. С. 77—83. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 167 с. — *Саттлер Р.* О теоретической морфологии растений // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 4. С. 470—479. — *Серебрякова Т. А.* О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 5. С. 579—593. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Bugnon F., Dulieu H., Turlier M.-F.* Rapport entre les directions fondamentales de croissance dans l'ebauche et la nervation foliaires // C. R. Acad. Sci. 1969. D 268, N 1. P. 48—50. — *Cronquist A.* The Evolution and Classification of Flowering plants. The N. Y. Bot. Gard., 1988. 555 p. — *Hickey L.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60, N 1. P. 17—33. — *Hickey L.* Origin of the Major Features of Angiospermous feaf in the Fossil Record // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt am Main. 1978. Vol. 30. P. 27—34. — *Hickey L., Wolf Y. A.* The bases of angiosperms phylogeny: Vegetativ morphology // Ann. Miss. Bot. Gard. 1975. Vol. 62, N 3. P. 538—589. — *Howard R. A.* The stem-node continuum of the Dicotyledonae // J. Arn. Arbor. 1974. Vol. 55, N 2. P. 125—181. — *Jeune B.* Observation et experimentation sur les feuilles juveniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. // Bull. Soc. Bot. France. 1972 (1973). Vol. 119, N 3—4. P. 215—229. — *Jeune B.* Croissance des feuilles et stipules du *Galium palustre* L. subsp. *elongatum* (Presl) Lange et valeur phylogenique de ces données de morphogénese // Adansonia. 1980. Vol. 19, N 4. P. 451—465. — *Klotz G.* Typologische oder evolutionistische Morphologie // Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena: Naturwiss. R., 1984. Vol. 33, N 6. P. 779—785. — *Meacham Ch. A.* The role of hypotesized direction of characters in the estimation of evolutionary history // Taxon. 1984. Vol. 33, N 1. P. 26—38. — *Melville R.* Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms // Nature. 1969. Vol. 224, N 5215. P. 121—125. — *Melville R.* Some general principes of leaf evolution // South. Afr. J. Sci. 1971. Vol. 67, N 5. P. 301—316. — *Neubauer H. F.* Uber Knotenbau und Blattgrund-vascularisation bei Dicotylen // Ubersicht und Zusammentas sung. Beitr. Biol. Pflanz. 1981. Bd 56, N 2—3. S. 357—366. — *Periasam K., Swamy B. G. L.* The aim and scope of plant morphology // Proc. Indian Acad. Sci. 1978. Vol. 87, N 11. P. 325—333.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 III 1990.

SUMMARY

Leaf morphological features are increasingly used in angiosperm systematics and phylogeny. However, they could not help to solve some problems relating to evolutionary trends in leaf transformation. In author's opinion, this is due to the fact that some leaf features are treated as developing independently. In addition, the primitiveness of characters is sometimes deduced from somewhat subjective consideration. One of the possible approaches in study of leaf morphological transformation in onto- and phylogeny is proposed for woody dicotyledons. This approach may be usefull in solving some problems of leaf morphology.

УДК 581.5

Н. П. Гуричева, В. А. Демьянов

О СТРУКТУРЕ АРИДНЫХ РЕДКОЛЕСИЙ. ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ *AMYGDALUS BUCHARICA* (*ROSACEAE*)

N. P. GURICHEVA, V. A. DEMYANOV. ON THE STRUCTURE OF ARID LIGHT FORESTS. PHYTOGENIC FIELD OF *AMYGDALUS BUCHARICA* (*ROSACEAE*)

На примере миндальников стационара Кондара (Таджикская ССР) анализируется функциональная структура аридных редколесий. Характеризуются биогенное и фитогенное поля миндаля бухарского. Вводится понятие фитоида (как элементарной функциональной фитоячейки) и фитома (как элементарного морфоценоэлемента). Результаты анализа свидетельствуют о низкой организованности миндальников как природных фитоценотических систем. По всей видимости, это одна из устойчивых в данных экологических условиях стадий экогенеза.

Познание структуры естественных ценозов — одна из важнейших задач геоботаники, решение которой позволит правильно оценить состояние и пути рационального использования растительности. Особенно актуально это для аридных регионов, где исключительно велик антропогенный пресс.

Сообщества среднеазиатского шибляка — регионального варианта типа Восточносредиземноморских ксерофильных лесов, редколесий и кустарников (Камелин, 1979),— занимающие, как правило, подвижные субстраты крутых горных склонов, характеризуются довольно сложной пространственно-временной организацией. Среди уже выясненных в общих чертах закономерностей формирования их структуры определяющая роль принадлежит: 1) особенностям энтопия (в основном склоновому эффекту, суммирующему неустойчивость субстрата, быстрое перераспределение влаги и питательных веществ, проявление микропоясности, формирование фитокатен); 2) характеру экотопа (биотопа): южные экспозиции, повышенная солнечная радиация, высокие температуры воздуха и почвы, малое количество влаги, сильная эвапотранспирация, сильно смытые (коричневые карбонатные) почвы; 3) фитоценотическому фактору (взаимоотношениям растений). Роль последнего особенно велика в сообществах, где доминируют виолентные виды с сильным средообразующим (эдификаторным) воздействием из числа деревьев, кустарников, многолетних крупных трав.

На примере миндальников стационара Кондара (ТаджССР) мы попытались решить некоторые вопросы, касающиеся функциональной структуры шибляковых сообществ, начав с определения фитогенных полей основных доминантов, в первую очередь *Amygdalus bucharica* Korsh. как одного из наиболее характерных ценозообразователей аридных редколесий.

Предпринятые исследования имеют конечной целью показать, что сообщества аридных (ксерофильных) редколесий являются фитоценотическими (т. е. ценотически организованными) системами, относящимися к определенному их типу, со своей мерой целостности (наличием определенного синергического эффекта, или фитосреды (ценосреды)), организованности (составом ценоэлементов разных уровней сложности), устойчивости (мерой сопротивления лабильным условиям внешней среды) и стабильности (способностью сохранять (возобновлять?) свои параметры).

Одна из конечных задач исследований — установление экологического порога резистентности (пластичности) аридных редколесий как хозяйственных угодий, за которым начинается разрушение естественных сообществ как природных систем и начинается их необратимая деградация.

Объем самого понятия «структура» не имеет четкого определения среди фитоценологов, и многие авторы трактуют его по-разному (Лавренко, 1959; Мазинг, 1966, 1973, 1988; Корчагин, 1976; Норин, 1979б, 1987а—в; Работнов, 1983; Миркин, Розенберг 1983; Василевич, 1983; Титов, 1988; Юрцев, 1988). В настоящей работе под структурой понимается устройство растительных сообществ: их видовой состав, функциональные взаимосвязи растений (функциональная структура), пространственно-временна́я организация.

Понятие видового состава, помимо набора видов, включает информацию о составе биоморфологическом, экоморфном, феноритмологическом, по типу круговорота вещества (экониша), стратегии. При характеристике функциональной структуры предполагается оценка системообразующих отношений, фитогенных полей, виолентности, эдификаторности видов, состава ценоэлементов, включая оценку ценопопуляций и общую оценку типа фитоценоза. При характеристике пространственно-временно́й организации сообщества в целом имеется в виду оценка «синергических» параметров, характеризующих растительное сообщество как целостную природную систему, т. е. оценка общего проективного покрытия, общей численности побегов, видового богатства (видовой насыщенности), встречаемости, оценка количественных соотношений видов (обилие, доминирование), а также вертикальное строение сообщества (ярусность); горизонтальное сложение (мозаичность, состав микрогруппировок); экобиоморфологическое сложение (состав синузий); ритм фенологического развития (сезонные, погодичные аспекты); ритм продуцирования биомассы (сезонный, погодичный, тип круговорота вещества и энергии) и др.

Структура сообщества предопределяется внешней средой (энтопием, экотопом) и складывающимися индивидуальными и коллективными взаимоотношениями растений между собой (интраценотические функциональные взаимосвязи) и с компонентами других систем (включая зоогенные) и факторами среды (интерценотические функциональные взаимосвязи).

Безусловно, наиболее сложными и малоразработанными являются вопросы функциональной структуры (Корчагин, 1976; Василевич, 1983; Норин, 1987а—в; Юрцев, 1987). В этой области наиболее продвинутым в научном плане следует признать направление, занимающееся изучением фитогенных полей как основы взаимодействия растений в сообществе.

Как известно, теоретическая разработка концепции фитогенного поля (самого понятия и о́сновных методов его изучения) дана в работах А. А. Уранова (1965, 1968, 1977) и его учеников (Ценопопуляции. . ., 1988). К настоящему времени накоплен значительный опыт практического изучения фитогенных полей (ФП), составлены характеристики ФП для ряда видов травяных многолетников и древесных растений.

Некоторый итог этим исследованиям подведен в работах Б. Н. Норина (1979б, 1987а), Ю. И. Самойлова (1983), В. А. Демьянова (1986б) и в коллективной монографии учеников Уранова «Ценопопуляции растений» (1988). В этих же работах дан исчерпывающий список основных публикаций по данной тематике.

Однако до настоящего времени остаются нерешенными некоторые вопросы, касающиеся механизмов формирования ФП, его материально-энергетической сущности, внутренней структуры, определения границ (объемных, территориальных) и некоторые др.

В своих работах Уранов высказывает мысль, что ФП, являясь интегральным понятием, образуется в результате разнообразных воздействий растения на среду: перехвата минерального питания и влаги в почве за счет корневой конкуренции с соседними особями; затенения, создаваемого надземной частью

растения; аллелопатического воздействия и др. Последний фактор Уранов (1965) считает реальным выражением ФП особи растения. Важность этого фактора бесспорна, подтверждением чему служат многочисленные работы (Дзюбенко, 1964; Гродзинский, 1965; Георгиевский, 1972; Рахтеенко, 1981; Мирошниченко, 1986, и др.). А. А. Часовенная (1975, 1977) указывает на существование вокруг растений особых фитонцидных сфер. Однако, как справедливо отмечают Л. А. Жукова и А. Г. Богданова (1977), фитотоксичность того или иного вида хотя и является одной из причин, определяющих большую напряженность их фитогенных полей, сущность их все же полностью не отражает.

Относительно границ ФП и его внутренней структуры к настоящему моменту имеется следующая информация. Уже в своих первых работах Уранов (1965, 1968) высказывает предположение о наличии в пределах ФП растения двух частей — внутренней, лежащей в пределах общего контура растения, и внешней — вне его. Дальнейшие исследования показали, что размеры этих частей для растений разных жизненных форм различны. Урановым и его сотрудниками (Уранов, 1965; Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977; Заугольнова, Михайлова, 1978), изучавшими фитогенные поля у травянистых растений (в основном плотнодерновинных злаков), было показано, что внешняя граница внутренней части ФП у этих растений совпадает по дальности с распространением (в горизонтальном направлении) подземных органов растений, что соответствует по существу «минимальному фитогенному полю», определяемому как «часть пространства, наиболее жестко контролируемая особью растения» (Уранов, 1968 : 193—194). Внешняя часть ФП у травянистых многолетников наружных объективно выделяемых границ вообще не имеет.

ФП древесных растений, по мнению многих исследователей (Гроссгейм, Прилипко, 1929; González-Bernáldez et al., 1969; Левичев, 1975; Горелова, 1976; Демьянов, 1978, 1982, 1986а, б; Wilcox et al., 1981; Самойлов, 1983; Попова, Мекеда, 1984; Wu et al., 1985; Ганнибал, 1986), имеет более сложную структуру. Четко намечаются две части — внутренняя и внешняя. Внутренняя в свою очередь может быть подразделена на радиальные микрозоны (пояса). Граница между внутренней и внешней частями ФП совпадает с проекцией края кроны (т. е. с границей проекции надземной части дерева). Наружная граница (если она выявляется) соответствует границе распространения корневой системы дерева (Левичев, 1975). В. Т. Ярмишко и В. А. Демьянов (1984) установили, что внешняя граница ФП у растений древесного яруса (выявленная по изменению взаимодействий растений нижних ярусов) соответствует границе зоны максимальной концентрации их корней, т. е. зоне наибольшей конкуренции.

Судя по публикациям последних лет, существует и некоторое расхождение в толковании самого понятия ФП. Во всяком случае, можно проследить известную тенденцию к эволюции в трактовке внутренней сущности ФП. Многие авторы, в основном работающие с ценопопуляциями и придерживающиеся объема ФП, предложенного Урановым, понимают под ФП «часть пространства, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием в ней данной особи растения» (Уранов, 1965 : 251; Ценопопуляции. . ., 1988 : 76). Подчеркивается, что ФП — это часть пространства, измененного особью. Под «напряженностью» ФП в данном случае понимается степень изменений (возмущений) параметров среды, возникающих в результате жизнедеятельности особи (Ценопопуляции. . ., 1988).

В работах фитоценологов (Ипатов, 1966, 1971; Василевич, Ипатов, 1967; Демьянов, 1978, 1982, 1986а, б; Норин, 1979а, б, 1987а—в; Самойлов, 1980, 1983, и др.) ФП рассматривается как пространство, в пределах которого растение через изменение среды оказывает влияние на другие растения, находящиеся рядом, меняя их обилие (численность, покрытие), размещение, жизненное состояние и пр., т. е. ФП рассматривается как пространство ценотического влияния

растения. «Напряженность» ФП в этом случае определяется степенью воздействия эдификатора на соседей, т. е. важны не изменения в среде сами по себе, а тот «кумулятивный эффект», который эти изменения оказывают на соседние растения (Самойлов, 1983 : 1022).

Надо признать правомерность обоих толкований, поскольку и в первом, и во втором случаях ФП определяется как часть гипотетического пространства. Это позволяет рассматривать второе толкование как расширение, углубление в фитоценотическом плане определения, сформулированного Урановым. Оно не противоречит общей концепции ФП, тем более что в последних работах Уранова и его учеников (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977; Заугольнова, Михайлова, 1978; Ценопопуляции. . ., 1988) о «влиянии на соседей» говорится впрямую, но не определяется статус этого влияния.

В целом соглашаясь с таким расширенным определением ФП, считаем необходимым сделать некоторое дополнение, предпослав ему следующую преамбулу. Растения, как и животные (Наумов, 1973), обладают биологическим полем (БП). Это биополе есть синергический (кумулятивный, интегральный) эффект специфического и неспецифического воздействий жизнедеятельности растения (или животного) на другие растения (живые организмы) через изменение окружающей среды. Часть пространства (объем), в пределах которого проявляется этот эффект, и есть фитогенное поле растения. Таким образом, БП — это свойство живых организмов менять экотоп, возникающее в результате их жизнедеятельности; ФП — это часть пространства, измененная жизнедеятельностью живущего растения, его БП, т. е. пространство ценотического влияния живой особи на соседние.[1] Другими словами, ФП — это производное функционирования природной парциальной системы растение↔среда, которую мы предлагаем называть фитоидом.

Как известно, в свое время эта система была названа экоидом (Negri, 1954). Мы предлагаем называть ее фитоидом,[2] подчеркивая тем самым фитоценотический аспект этой системы. С позиций фитоценологии фитоид — элементарная функциональная фитоячейка, элемент внешней интерценотической структуры ценоячейки.[3] Самовозникновение (самовозобновление) и функционирование фитоида ведет к формированию фитома (Гуричева, 1988) — морфоценоэлемента (?), состоящего из самого растения с микрогруппировкой, образующейся в пределах его ФП. Границы фитома определяются размерами ФП растения. Таким образом, фитом — это как бы территориальное воплощение гипотетического пространства ФП и БП. Это сама особь растения (от кроны до корней) плюс измененный ею экотоп (т. е. ФП) плюс микрогруппировка в пределах ФП.[4]

Исходя из вышесказанного, БП растения может характеризоваться следующими параметрами.

1. Спектром составляющих специфических и неспецифических воздействий («спектр составляющих эффекта влияния»), вызывающих кумулятивный эффект воздействия (конкуренция за влагу и минеральное питание; затенение надземной частью растения, влекущее за собой снижение солнечной радиации, температуры воздуха и почвы, повышение влажности воздуха и пр.; аллелопатическое воздействие и др.).

2. Силой воздействия (напряженностью поля) с учетом возможных возрастных, сезонных, погодичных флюктуаций жизненного состояния особи: а) на среду (изменение (возмущение) параметров экотопа); б) на другие организмы, их жизненное состояние.

---

[1] Термин «биополе» используют также С. М. Разумовский (1981) и В. В. Мазинг (1988), но в качестве одного из синонимов термина «фитогенное поле», предложенного Урановым (1965).

[2] Фитоид — основная ячейка биосферы, природная структура, аккумулирующая космическую энергию солнца.

[3] Термин предложен В. С. Ипатовым (1966); в настоящей статье используется в объеме, предложенном Ипатовым (1971), с дополнениями Норина (1987б).

[4] «Фитом» — понятие, близкое «коному» Ипатова (1971), но не тождественное ему.

3. (Фито)ценотическим эффектом воздействия (характером ценотического влияния по конечному эффекту), который может быть: 1) индифферентным (влияния нет, например, у некоторых молодых особей); 2) положительным, ценофильным (наблюдается улучшение жизненности, обилия видов окружающего фона в пределах ФП); 3) отрицательным: а) ценофобным — исключающим все виды фона (и не фона) (например, БП черного саксаула); б) ценогенным (=трансформирующим), когда в пределах ФП на фоне трансформации среды идет микросукцессия фоновой растительности, в процессе которой формируются новые фитоценотические типы фитогенных микрогруппировок, не свойственные фону (например, микрогруппировки под кронами фисташки).

4. Временем существования (характерным[5] временем), равным времени жизнедеятельности растения — индуктора (от всхода до отмирания).

БП можно рассматривать в качестве своеобразного механизма формирования ФП. БП — это мера относительной виолентности особи, мера ее ценотического влияния.

С учетом вышесказанного фитогенное поле в свою очередь может характеризоваться следующими параметрами: 1) определенными размерами, вертикальной и горизонтальной протяженностью; 2) определенной структурированностью: типом горизонтального радиально-поясного сложения (типом фитогенной нанопоясности); 3) определенной «фактурой» (четкостью) границ; 4) временем существования (характерным временем) — время от начальной фазы формирования ФП до его исчезновения, которое складывается из характерного времени БП (от всхода до отмирания растения-индуктора) плюс время «остаточного» (инерционного) эффекта жизнедеятельности растения-индуктора.

ФП можно, вероятно, рассматривать в качестве меры (относительной) эдификаторности растений и меры для установления границ фитоценотических систем разного ранга (фитомов, ценомов[6] и др.).

Изучение структуры миндальников и фитогенного поля *Amygdalus bucharica* проводилось на территории Варзобской горной ботанической станции Института ботаники АН ТаджССР, в ущелье р. Кондары (правого притока р. Варзоб) на высоте 1100—1400 м над ур. м. Основные работы были сосредоточены на участке крупнотравного миндальника, расположенного на крутом (35—40°) склоне ущелья по левому берегу р. Кондары (экспозиция юго-юго-восточная, высота над ур. м. 1200 м).

Amygdalus bucharica — один из характернейших доминантов ксерофильных редколесий. В естественных условиях это небольшое дерево до 4 м высотой, кустообразной формы с несколькими стволиками разного возраста, высоты и диаметра, редко одноствольное.

В пределах пробной площади (25×25 м) насчитывается 14 деревьев *A. bucharica*, образующих разреженный надземный древесный ярус с сомкнутостью 0.2. Деревья размещены по площади участка неравномерно. Среднее расстояние между соседними особями 6—11 м. Все деревья имеют кустообразную форму, многоствольны (в среднем до 5—9 стволов разного возраста, некоторые сухие, диаметром от 2.5(3) до 10—12 см). Высота взрослых деревьев от 2 до 3.5 м. Кроны большей частью овальны, вытянуты вдоль склона и приподняты над травяным покровом вниз по склону на 1.5—1.8 м, вверх по склону — на 0.2(0.5)—0.8(1.0) м. Отдельные ветви спускаются до земли. Средний диаметр крон от 2(3.0) до 3(3.5) м.

Ценопопуляция *A. bucharica* нормальная, полночленная. Судя по высоте (Запрягаева, 1964), средний возраст деревьев от 10 до 60 лет. Всходов мало (на пробной площади отмечено всего 3), подрост редкий, в виде кустообразных или одноствольных особей до 0.7—1.2 м высотой, встречающихся как под кронами взрослых деревьев, так и на межкроновых участках.

---

[5] Термин, предложенный В. О. Таргульяном и И. А. Соколовым (1978).

[6] Термин Ипатова (1971).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика наногруппировок (Нгр) нанофитоценохоры ФП миндаля бухарского (дерево № 4, Кондара, 22 V 1989)

Вид растений	Фитокатена			Фон общий
	Нгр внутренней части	Нгр внешней части ФП	Нгр прилегающей части фона	
	Покрытие (встречаемость), %			
	Полукустарнички			
Polygonum paronychioides	—	0.1 (4)	—	1—2
Многолетники				
Alcea nudiflora	1.1 (14)	0.5 (4)	1.3 (18)	3—5
Allium flavellum	0.4 (42)	—	—	0.5
Eremurus comosus	1.6 (35)	2.2 (28)	1.6 (37)	5
Cousinia refracta	0.8 (14)	8.3 (14)	—	8—10
Ferula kuhistanica	10.7 (14)	—	9.8 (18)	8
Poterium polygamum	2.9 (21)	1.0 (23)	0.2 (12)	0.5
Bongardia chrysogonum	3.4 (93)	1.3 (62)	1.3 (56)	1.0
Однолетники				
Avena trichophylla	0.4 (36)	2.4 (71)	1.1 (50)	0.5
Taeniatherum crinitum	0.1 (14)	0.1 (19)	0.9 (12)	0.5
Anisantha tectorum	—	0.1 (9)	0.03 (6)	0.5
A. sterilis	0.1 (14)	—	—	—
Lathyrus inconspicuus	0.4 (64)	1.0 (80)	0.6 (56)	+
Vicia peregrina	—	0.2 (9)	0.03 (6)	+
V. angustifolia	1.0 (78)	0.1 (24)	0.03 (12)	+
Crepis pulchra	0.8 (50)	0.4 (33)	—	+
Filago arvensis	—	0.1 (14)	0.2 (37)	+
Arabis auriculata	—	0.1 (24)	0.1 (18)	+
Alyssum parviflorum	0.1 (14)	0.2 (38)	0.1 (6)	+
A. stenostachyum	—	0.4 (19)	0.3 (25)	+
Drabopsis nuda	—	0.1 (9)	0.1 (18)	+
Geranium pusillum	13.1 (86)	8.0 (52)	0.6 (12)	+
Erodium cicutarium	0.03 (50)	0.5 (14)	1.6 (25)	+
Arenaria serpyllifolia	0.1 (14)	0.1 (19)	—	+
Velezia rigida	0.2 (21)	0.2 (33)	0.2 (31)	+
Callipeltis cucularis	—	0.05 (9)	0.03 (6)	+
Galium spurium	0.2 (35)	0.1 (14)	—	+
G. tenuissimum	0.1 (14)	0.1 (4)	—	+
G. transcaucasicum	0.1 (14)	—	—	+
Veronica ramosissima	0.3 (30)	1.0 (38)	1.2 (56)	0.5
V. hederifolia	—	—	0.03 (6)	+
Valerianella dactylophylla	—	0.3 (9)	—	—
V. coronata	—	0.1 (4)	—	—
Diarthron vesiculosum	0.03 (7)	0.05 (9)	0.03 (6)	+
Euphorbia franchetii	—	0.05 (4)	0.1 (12)	+
Мхи				
Syntrichiam desertorum	15.0	1.5	—	—
Всего видов	24	31	24	48
Локальная видовая насыщенность	8	7	5	6
Локальное проективное покрытие (без мхов), %	38	30	22	28 (9—50) **
Локальная численность побегов (без мхов), * экз.	69	63	47	28

Вид растений	Фитокатена			Фон общий
	Нгр внутренней части	Нгр внешней части ФП	Нгр прилегающей части фона	
Коэффициенты сходства (по Жаккару):				
Нгр внешней части ФП	0.51	—	—	—
Нгр прилегающей части фона	0.31	0.69	—	—

* Данные 20 V 1988 г.
** Данные 20 VII 1987 г.

Кустарниковый ярус отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус (общее проективное покрытие 30—35 %, средняя высота основной массы растений 40—55 см) довольно четко распадается на 3 подъяруса: I подъярус (50—150 см) сформирован доминирующими видами крупнотравья: *Cousinia refracta* (10 %), *Prangos pabularis* (12 %), *Ferula kuhistanica* (8 %), *Alcea nudiflora* (5 %), а также *Eremurus comosus* (5 %); II подъярус (23—25 см) составлен крупными однолетниками (*Avena trichophylla, Anisantha tectorum*) и полукустарничками (*Polygonum paronychioides, Chesneya hissarica, Scutellaria adenostegia*); III подъярус (5—10 см) составляют мелкие однолетники (*Veronica ramosissima, Alyssum parviflorum* и др.) и многолетник *Bongardia chrysogonum*. Всего на участке отмечено 48 видов.

Моховый покров из *Syntrichia desertorum* отмечен только под пологом *Amygdalus bucharica* в виде пятен (покрытие 30—40 %, мощность 1—2 см) и иногда в виде небольших пятен под «кронами» крупнотравья.

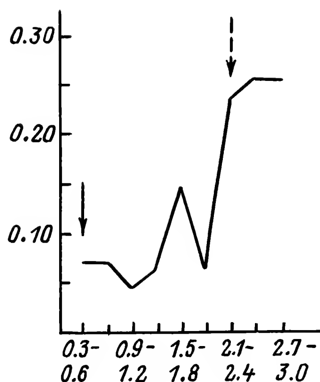
Горизонтальное сложение травостоя неравномерное, отчетливо выделяются 3 типа микрогруппировок: фитогенные подкроновые; с преобладанием крупнотравья; однолетнеразнотравные. Подкроновые микрогруппировки по видовому составу мало отличаются от фоновых, но в них отчетливо проявляются улучшение жизненности (высоты, мощности) растений, увеличение общего проективного покрытия и численности особей, появляется моховой покров (табл. 1). Существенным моментом является также накопление в микрогруппировках под кронами старых деревьев опада (полуразложившаяся листва миндаля, остатки трав), занимающего иногда до 30—40 % площади подкронового пятна, с мощностью до 2—3 см.

Материал для выявления ФП миндаля (в основном его горизонтальной протяженности и напряженности) собирался методом описания мелких площадок вдоль линейных трансект. Рамки размером 0.3×0.3 м закладывались вплотную друг к другу вдоль хода трансектов протяженностью 5 м, ориентированных в радиальном направлении. Трансекты начинались у стволов деревьев и заканчивались в межкроновых группировках. На учетных площадках учитывалось проективное покрытие видов. В общей сложности было просмотрено 5 деревьев, сделано 18 трансект и 326 описаний растительности на учетных площадках.

Анализ полученных материалов проводился следующим образом. Градиент напряженности фитогенного поля миндаля бухарского был представлен рядом значений удаленности учетных площадок от стволов деревьев, мерой служил коэффициент отличия И. Б. Погожева (Лащинский, Гинзбург, 1972).

$$\rho_i = {}^1/_2 \sum |p_{ij} - p_i|,$$

где p_{ij} — доля участия i-того вида в общем проективном покрытии j-той площадки, p_i — доля участия того же вида в общем проективном покрытии на эталонной площадке, ρ_i — коэффициент отличия, изменяющийся от 0 до



Изменение коэффициента отличия ($d\rho$) во внешней части фитогенного поля *Amygdalus bucharica*.

По оси абсцисс — расстояние, м; по оси ординат — значения $d\rho$. *Стрелкой* показано положение края кроны миндаля, *стрелкой с пунктиром* — положение наружной границы фитогенного поля.

1. В качестве эталонной площадки использовали усредненное описание для 3 примыкающих друг к другу площадок, заложенных в эфемерово-эфемероидных (крупнотравных) группировках на концах трансектов.

Рассчитанные величины ρ показали достоверную связь изменения растительности с расстоянием (l) от стволов деревьев (см. рисунок). Квадрат корреляционного отношения (η^2) к l для 56 пар площадок по 4 трансектам для дерева миндаля № 1 оказался равным 0.188 (P=0.95); для 42 пар площадок по 3 трансектам для дерева № 2 — 0.210 (P=0.95); для 56 пар площадок по 4 трансектам для дерева № 3 — 0.291 (P=0.95); для 42 пар площадок по 3 трансектам для дерева № 4 — 0.300 (P=0.95).

Для выявления внутренней структуры фитогенного поля миндаля мы воспользовались методикой, разработанной В. И. Василевичем (1975).[7] Были вычислены последовательные разницы $d=\rho_{A,j+1}-\rho_{A,\,j}$ (А — эталонная площадка), средняя разница и среднее квадратическое отклонение от всей совокупности значений ρ по всем трансектам для каждого дерева. Можно было ожидать, что с вероятностью 95 % все положительные разницы не будут превышать $\bar{\alpha}+2\sigma$, т. е. для дерева № 1 величину $0.04+2\cdot 0.033=0.106$; для дерева № 2 — $0.08+2\cdot 0.055=0.118$; для дерева № 3 — $0.06+2\cdot 0.066=0.192$; для дерева № 4 — $0.12+2\cdot 0.088=0.292$.

На графике изменения d_ρ от l (см. рисунок) видно, что на расстоянии 1.5(1.8)—2.7(3.0) м от края проекции кроны дерева № 4 обнаруживается зона с высокими значениями разниц величин коэффициента отличия, что позволяет говорить о существовании внешней границы фитогенного поля миндаля. Так как растянутость этой зоны по градиенту удаленности от края проекции кроны дерева не позволяет четко фиксировать положение внешней границы поля (неоднозначное изменение величин коэффициента ρ на концевых отрезках трансектов плохо отграничивает клинальную зону фитогенного поля от группировок межкроновых пространств (см. рисунок)), для установления положения внешней границы фитогенного поля мы воспользовались методом, предложенным В. С. Ипатовым (Ипатов, Кирикова, 1985). Вычисляли среднюю разницу $\bar{d}$ между всеми $\rho_{A,j}$ и $\rho_{A,j+1}$, относящимися к одному ряду, среднее квадратическое отклонение σ_d. Тогда, если $|\bar{d}-d|/\sigma_d$ (где d — разница между крайними значениями ρ, принадлежащим данному ряду, и $\rho_{A,\,j+1}$ — «отскакивающим» значением коэффициента отличия) будет меньше $t_{0.05}$, то $\rho_{A,\,j+1}$ будет принадлежать к совокупности предыдущих значений ρ, если t будет больше $t_{0.05}$, то скачок достоверен.

Применив описанный выше метод, мы установили, что, например, для дерева № 4 величина скачка d ($\rho_{2.4}-\rho_{2.1}=0.23$) достоверно отличается от средней разницы $\bar{d}$ ($\rho_{A,\,j}-\rho_{A,\,j+1}=0.07$) площадок, удаленных на расстояние 0.3(0.6)—1.8(2.1) м от края проекции кроны дерева и ближе к площадкам, находящимся на расстоянии 2.4—3.0 м от края проекции кроны, т. е. к площадкам, принадлежащим к выявленной нами зоне с высокими значениями разниц величины

[7] Данная методика была использована ранее Ю. И. Самойловым (1983) для выяснения структуры фитогенного поля дуба черешчатого, а также одним из нас (Демьянов, 1989) при изучении структуры ценогенного поля, создаваемого небольшими группами деревьев лиственницы сибирской.

коэффициента отличия. Это указывает на существование на расстоянии 2.1—2.4 м от края проекции кроны дерева № 4 внешней границы его ФП. Аналогично было установлено положение внешней границы ФП деревьев № 1—3. Оказалось, что внешняя граница ФП дерева № 1 удалена от края проекции кроны на 2.1—2.4 м, дерева № 2 — на 1.2—1.5, дерева № 3 — 2.1—2.4 м. Анализ обобщенных данных (изменения величин коэффициента отличия по всем трансектам деревьев № 1—4) показывает, что граница ФП деревьев миндаля бухарского проходит на расстоянии 1.8—2.1 м от границы проекции крон деревьев, что примерно совпадает с зоной, внутри которой сосредоточена основная масса корней миндаля (по данным Запрягаевой, 1951).

Интересно было также выяснить влияние миндаля в пределах фитогенного поля на растительность в целом, используя для этого такие характеристики растительности, как показатели разнообразия. Мы выбрали два из них — разнообразие видов (видовая насыщенность) и индекс разнородности Макинтоша. Видовая насыщенность (S) определялась на примыкающих вплотную друг к другу площадках 0.1 м^2, располагающихся в радиальном направлении от стволов деревьев. Индекс Макинтоша вычислялся по формуле

$$H=\sqrt{\sum_{i=1}^{N} u_i^2},$$

где u_i — обилие вида i, N — общее число видов в эталоне (площадках, располагающихся на противоположных от стволов деревьев концах трансектов) (Миркин, Розенберг, 1983). Индекс Макинтоша возрастает при уменьшении числа доминантов и увеличения их обилия. В связи с этим можно ожидать увеличения значений индекса в ряду эфемерово-эфемероидные группировки межкроновых пространств—внешняя часть фитогенного поля—внутренняя часть фитогенного поля миндаля.

Полученные результаты иллюстрирует рисунок. Как и предполагалось, при увеличении напряженности фитогенного поля (по мере приближения к стволам деревьев) индекс разнородности также увеличивался. Это особенно заметно было в пределах подкроновых пространств. С расстоянием от деревьев миндаля связано 28—58 % варьирования этого показателя. В отличие от коэффициента Погожева индекс Макинтоша изменялся по кривой, близкой к гиперболе, максимальные значения наблюдались в пределах подкронового пространства, затем значения индекса падали и во внешней части поля менялись мало, несколько снижаясь за его пределами. Вычисление корреляционных отношений отдельно для отрезков трансектов, совпадающих с внутренней частью поля миндаля, внешней его частью и эфемерово-эфемероидными группировками межкроновых пространств (аналогично тому, как это делает Самойлов, 1983), показало, что в этом случае исчезает связь индекса разнородности Макинтоша с расстоянием. Следовательно, наличие корреляции определяется ступенчатостью изменения индекса — высокими, средними и низкими уровнями его значений.

Показатель видовой насыщенности (S) довольно резко реагирует на изменение напряженности ФП. Наиболее высокой видовой насыщенностью характеризуется внутренняя часть поля. Внешняя часть поля характеризуется повышенной видовой насыщенностью по сравнению с фоновыми эфемерово-эфемероидными группировками, причем этот показатель стабилизируется (на низком по сравнению с внешней частью поля уровне) на расстоянии 3.9—4.2 м от края проекции крон деревьев, в то время как внешняя граница поля, установленная по изменению величин коэффициента ρ, проходит на 1.2 м ближе. Увеличение видовой насыщенности в ФП (и особенно во внутренней его части) по сравнению с фоновыми группировками межкроновых пространств является следствием того, что под кронами деревьев складываются благоприятные условия для развития растений других ярусов. Так, по нашим наблюдениям, температура

на поверхности почвы в ясные солнечные дни в мае—июне 1989 г. под кронами деревьев миндаля в полдень была на 20—22° ниже, чем в межкроновых пространствах.

Принятый нами способ расположения площадок (перпендикулярно краю кроны дерева) удобен для определения еще одного показателя, характеризующего строение травяного покрова, — конденсированности. Так как внутри определенной части ФП находится некоторое количество площадок, то эти площадки в пределах группы испытывают одинаковое воздействие со стороны дерева. Это позволяет сравнить, подобно тому как это делает Самойлов (1983), степень варьирования травяного покрова при разной напряженности фитогенного поля, что и отражается степенью конденсированности (K).

$$K_2 = \sqrt{R_0^2 - x_i^2},$$

где R_0^2 — средний квадрат индекса Макинтоша для отдельных площадок группы, x_i^2 — квадрат индекса Макинтоша для средней площадки с покрытием видов равным средним арифметическим (Василевич, 1971). Величина K тем выше, чем сильнее меняется растительность от площадки к площадке.

Было выявлено, что конденсированность резко увеличивается по мере усиления влияния дерева и во внутренней части ФП существенно превышает величину коэффициента K, вычисленного для эфемерово-эфемероидных группировок межкроновых пространств.

Все использованные нами показатели (коэффициент Погожева, индекс разнородности Макинтоша, конденсированность, видовая насыщенность) обнаруживают тесную зависимость от напряженности ФП миндаля бухарского (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Изменение некоторых характеристик травяного покрова в фитогенном поле миндаля бухарского (дерево № 4)

Показатели	Под кроной (внутренняя часть ФП)	Внешняя часть ФП	Эфемерово-эфемероидные группировки прилегающего межкронового пространства
Коэффициент отличия ρ	0.791	0.813	0.820
Индекс разнородности Макинтоша H	0.364	0.154	0.082
Степень конденсированности K	0.259	0.253	0.014
Видовая насыщенность S	8	7	5

Примечание. Все показатели рассчитывались как среднее арифметическое по всем трансектам для каждой части ФП.

Таким образом, ФП взрослых особей миндаля бухарского можно охарактеризовать следующим образом.

Общие размеры (радиальная горизонтальная протяженность) — 3.20—3.70 м. Отчетливо выявляются две части — внутренняя, протяженностью 1.40—1.60 м, и внешняя, протяженностью 1.8—2.1 м. Граница между ними довольно четко проходит по проекции кроны дерева. Внешняя же граница ФП выделяется не всегда четко. Полученные данные позволяют предположить, что радиус влияния дерева в 2—2.5 раза превышает радиус его кроны.

О напряженности ФП (величине изменений (возмущений) экотопа) можно судить по изменению температуры воздуха — одного из ведущих факторов среды для аридных районов (табл. 3). Как видно из табл. 3, в полдень разница температур на почве под кроной и вне кроны дерева составляет более 20 °С.

ТАБЛИЦА 3

Влияние кроны деревьев миндаля бухарского на температуру воздуха в напочвенном слое (Кондара, 24 V 1989)

Часы наблюдений	Температура, °С		Разница температур
	под кроной	вне кроны	
10	25.5	37.0	11.5
13	29.5	50.0	20.5
18	27.0	34.5	7.5

Градиент напряженности БП, судя по изменению оценок величин видовой насыщенности, общего проективного покрытия и общей численности побегов растений, на учетных площадках по мере удаления их от ствола дерева довольно значительный. Биополе — положительное, ценофильное. Виолентность миндаля, по-видимому, мала. Эдификаторная роль его наиболее заметно проявляется только в пределах внутренней части ФП (подкронное пятно). Формирующаяся в пределах ФП миндаля микрогруппировка неоднородна в горизонтальном отношении и представлена своеобразной нанопоясной (нано)фитоценохорой (НФЦХ). По видовому составу НФЦХ сходны с микрогруппировками фона, но отличаются большей видовой насыщенностью, численностью особей и величиной биомассы (иногда накоплением опада) по сравнению с фоновыми микрогруппировками (табл. 1). Наибольшие фитоценотические отличия отмечены в наногруппировках начальных и средних ступеней (нано)фитокатены, характеризующей НФЦХ миндаля.

Полученные данные позволяют составить некоторое представление о функциональной структуре миндальников.

В крупнотравном миндальнике *A. bucharica* представлен нормальной полночленной ценопопуляцией.

Функциональная структура ценопопуляции как фитоценотической системы (в основе которой — использование ресурсов и средообразующее воздействие) реализуется через фитоиды и ценоячейки.

Ценогенное поле ценопопуляции прерывисто и выражено только в пределах фитомов и ценомов. Величина площади, контролируемой миндалем (при соотношении площадей фитомов и ценомов 3 : 1) составляет 25—30 % (судя по предварительным просчетам на карто-схеме пробной площади).

Вероятно, такой простой тип пространственной структуры ценопопуляции миндаля, свидетельствующий о низкой организованности ценопопуляции как фитоценотической системы, дает возможность максимально реализовать адаптивные возможности ценопопуляции, способствует ее устойчивости и стабильности (самоорганизации) в условиях сложной экологической обстановки.

Поскольку *Amygdalus bucharica* является одним из основных эдификаторов в сообществе, можно предположить, что формируемый им фитоценоз будет простым, «примитивным». По всей видимости, это определенная стадия эко-(или эндо-эко-)генетической сукцессии, прерванной (или остановленной) на определенной стадии развития пессимальностью экотопических условий. Это согласуется с мнением Р. В. Камелина (Камелин и др., 1989), считающего, что аридные редколесья большей частью представлены (в условиях подвижного субстрата) начальными стадиями природных сукцессий (в основном сингенеза), исключительно разнообразными в условиях гор Средней Азии, но лишенными субклимаксовых и климаксовых стадий в связи с уничтожением человеком основных эдификаторов этих стадий (вечнозеленых дубов и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Изменение разнообразия в ходе сукцессии лесной растительности в пойме // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1971. С. 116—123. — *Василевич В. И.* Выявление границ в растительном покрове // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 3. С. 94—104. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Василевич В. И., Ипатов В. С.* Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. М.: Наука, 1967. С. 158—172. — *Ганнибал Б. К.* Продуктивность травяного покрова фисташников Бадхыза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1986. 17 с. — *Георгиевский А. Б.* Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* C. A. Mey в юго-восточных Кара-Кумах // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 11. С. 1444—1454. — *Горелова Т. Г.* Формирование подкроновой травянистой растительности в фисташниках Бадхыза // Тез. докл. Всесоюз. конф. по комплекс. изуч. и освоению пустын. территорий СССР. Секция 3. «Растительность и пастбища пустынь». Ашхабад: Ылым, 1976. С. 31—32. — *Гродзинский А. М.* Аллелопатия в жизни растений и сообществ. Киев: Наук. думка, 1965. 200 с. — *Гроссгейм А. А., Прилипко Л. И.* Геоботанический очерк Карабахской степи. Баку: Изд-во Наркомзема, 1929. 130 с. — *Гуричева Н. П.* К структуре растительного покрова // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 196. — *Демьянов В. А.* Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1302—1308. — *Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 4. С. 500—507. — *Демьянов В. А.* Структура фитогенного поля *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986а. Вып. 6. С. 889—897. — *Демьянов В. А.* Ценотическая роль *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на полярной и верхней границе леса на севере Средней Сибири: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1986б. 21 с. — *Демьянов В. А.* Структура ценогенного поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 9. С. 1309—1316. — *Дзюбенко Н. Н.* Действие водорастворимых выделений растений на прорастание семян // Фитонциды в народном хозяйстве. Киев: Наук. думка, 1964. С. 96—99. — *Жукова Л. А., Богданова А. Г.* Анализ взаимоотношений некоторых луговых растений аллелопатическим методом // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. С. 108—120. — *Запрягаева В. И.* Биологические особенности древесных пород // Ущелье Кондара (опыт биологической монографии). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 279—359. — *Запрягаева В. И.* Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.: Наука, 1964. 695 с. — *Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф.* Структура фитогенного поля особей у некоторых плотнодерновинных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 79—89. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоза и элементарной ячейки общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. Сер. биол. 1966. № 15. С. 56—62. — *Ипатов В. С.* Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Статистический анализ квантованности растительного покрова // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 2. С. 255—261. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Л.: Наука, 1979. 117 с. — *Камелин Р. В., Токмачева Н. Д., Халимов А.* *Calophaca grandiflora* (*Fabaceae*) в растительном покрове Придарвазья // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 5. С. 702—713. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. С. 5—320. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13—75. — *Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х.* К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1972. Т. 5, вып. 1. С. 128—131. — *Левичев И. Г.* О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 7. С. 969—976. — *Мазинг В. В.* Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Тр. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 27. С. 117—127. — *Мазинг В. В.* Что такое структура биогеоценоза? // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148—157. — *Мазинг В. В.* Структурные уровни растительного покрова // Структура, состав и динамика бореальных растительных сообществ. Тарту: Изд-во ТГУ, 1988. С. 122—141. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 134 с. — *Мирошниченко Ю. М.* Динамика и продуктивность пустынной растительности. Л.: Наука, 1986. 157 с. — *Михайлова Н. Ф.* Размещение особей одного вида относительно особей другого вида — эдификатора. (К проблеме фитогенного поля): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1975. 24 с. — *Михайлова Н. Ф.* Об изучении фитогенного поля у плотнодерновинных злаков // Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977. С. 114—116. — *Наумов Н. П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808—817. — *Норин Б. Н.* Значение некоторых идей Б. Н. Городкова в исследованиях лесотундровых редколесий // Бот. журн. 1979а. Т. 64, № 11. С. 1553—1566. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979б. 200 с. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987а. Т. 72, № 9. С. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы фитоценологии // Бот. журн. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1297—1309. — *Норин Б. Н.* Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность, растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987в. Т. 72, № 11. С. 1427—1435. — *Попова Е. Н., Мекеда Т. Н.* Средообразующая роль *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхы-

за // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 662—670. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 292 с. — *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. С. 231. — *Рахтеенко И. Н.* Исследование взаимодействий растений в фитоценозах // Фитонциды. Роль в биогеоценозах, значение для медицины. Материалы 8-го совещ. по пробл. фитонцидов. Киев, 16—18 окт. 1979 г. Киев: Наук. думка, 1981. С. 142—146. — *Самойлов Ю. И.* Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 255—265. — *Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Faqaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 8. С. 1022—1034. — *Таргульян В. О., Соколов И. А.* Структурный и функциональный подход к почве: почва—память, почва—момент // Математическое моделирование в экологии. М.: Наука, 1978. С. 17—33. — *Титов Ю. В.* Организация и организованность луговых сообществ // Перспективы теории фитоценологии. Тарту: Изд-во ТГУ, 1988. С. 154—159. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.: Наука, 1965. Т. 1. С. 251—254. — *Уранов А. А.* К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 183—208. — *Уранов А. А.* Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. С. 8—20. — *Уранов А. А., Михайлова Н. Ф.* Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 5. С. 151—159. — *Ценопопуляции* растений (очерки популяционной биологии) / Под ред. Т. И. Серебряковой, Т. Г. Соколовой. М.: Наука, 1988. 184 с. — *Часовенная А. А.* К вопросу о взаимоотношениях растений в сообществах посредством органических выделений // Проблемы ботаники. М.: Наука, 1975. С. 133—147. — *Часовенная А. А.* «Фитонцидные сферы» и их значение во взаимоотношениях растений в сообществах // Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977. С. 100—101. — *Юрцев Б. А.* Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 581—588. — *Юрцев Б. А.* Основные направления современной науки о растительном покрове // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1380—1395. — *Ярмишко В. Т., Демьянов В. А.* Особенности строения корневых систем древесных пород в горах Крайнего Севера // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Наука, 1984. С. 100—117. — *González-Bernáldez A., Morey M., Velasco F.* Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the El Pardo forest (Madrid) // Bot. Real Soc. Espanola de Historia Natural. 1969. T. 67, N 3—4. P. 265—284. — *Negri G.* Interpretazione individualistica del paesaggio vegetale // Nuovo Giorn. Bot. Ital. 1954. Vol. 61, N 4. P. 579—694. — *Wilcox R. B., Brotherson J. D., Evenson W. E.* Canopy influence on understory community composition // Nortwest Sci. 1981. Vol. 55, N 3. P. 194—201. — *Wu H.-I., Sharpe P. J. H., Walker J., Penridge L. K.* Ecological field theory: a spatial analysis of resource interference among plants // Ecological Modelling. 1985. Vol. 29, N 1—4. P. 215—243.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 X 1989.

SUMMARY

The determining role in the formation of shibliak associations belongs to entopy (mainly to the slope effect), to ecotope character and to functional interactions of plants. The concepts of phytoid (elementary functional phytocell) and phytome (elementary morphocoenoelement) are introduced. Biogenic and phytogenic fields of *Amygdalus bucharica* are characterized. To determine the parameters of the latter the Pogozhev's distinguishing coefficient, the Makintosh's diversity index and others have been used. The inner part of the almond-tree phytogenic field stretches (along its radius) for 1,4 — 1,6 metres, while the external part — for 1,8—2,1 metres. The border between them passes along the edge of the crown projection. The external border of the field is indistinct. The violention of almond is small, its edificating role reveals itself only within the limits of the space under its crown. Microgroups are similar in their species composition to the inter-crown microgroups, however they are characterized by the larger phytomass. The results of the analysis show the low degree of organization of almond tree communities as natural phytocoenotic systems. Evidently, under given ecological conditions they are one of stable stages of ecogenesis.

СООБЩЕНИЕ

УДК 581.3

О. П. Камелина, Хоролсурен Шухер, О. Б. Проскурина

К ЭМБРИОЛОГИИ *INCARVILLEA POTANINII (BIGNONIACEAE)* И *SPHAEROPHYSA SALSULA (FABACEAE)* ФЛОРЫ МНР

O. P. KAMELINA, HOROLSUREN SCHUHER, O. B. PROSKURINA. ON THE EMBRYOLOGY OF *INCARVILLEA POTANINII (BIGNONIACEAE)* AND *SPHAEROPHYSA SALSULA (FABACEAE)* OF THE MONGOLIAN FLORA

Приведены результаты эмбриологического исследования представителей флоры МНР — *Incarvillea potaninii* и *Sphaerophysa salsula.* Развитие мужских и женских эмбриональных структур проходит в большинстве случаев без отклонений, что создает предпосылку для нормального оплодотворения и развития семени. Эмбриологические признаки изученных видов вписываются в спектр признаков соответствующих (*Bignoniaceae* и *Fabaceae*) семейств.

В соответствии с программой Советско-монгольской комплексной биологической экспедиции проводится эмбриологическое исследование эндемичных, редких и исчезающих, нуждающихся в охране видов флоры МНР, а также хозяйственно ценных, перспективных для разведения видов.

Выявление особенностей развития эмбриональных структур и эмбриологических процессов у видов, произрастающих в местах естественного распространения и ранее не исследованных эмбриологически, имеет важное значение для познания репродуктивной биологии вида и для дальнейших работ по интродукции и сохранению генофонда.

Настоящая статья посвящена описанию развития мужских и женских эмбриональных структур у эндемичного вида, включенного в «Красную книгу» Монгольской Народной Республики, *Incarvillea potaninii* Batalin. (*Bignoniaceae*) и ценного лекарственного растения — *Sphaerophysa salsula* (Pall.) DC. (*Fabaceae*).

Сем. *Bignoniaceae*, в состав которого включают разное число родов, исследовано эмбриологически, о чем свидетельствуют составленная его характеристика и приведенный список литературы (Фрейберг, 1987). Исследовался в том числе и род *Incarvillea* по материалам его 4 представителей: *I. compacta, I. delavayi, I. grandiflora, I. olgae* (Mauritzon, 1935). У этих видов изучено развитие зародышевого мешка и эндосперма, описан особый тип его развития (Incarvillea-тип). Развитие пыльника у этого рода не изучалось.

Крупное сем. *Fabaceae*, к которому принадлежит исследуемый нами вид *Sphaerophysa salsula*, довольно полно исследовано эмбриологически. На основании многочисленных литературных источников составлена его эмбриологическая характеристика, включающая сведения по эмбриологии 119 родов (Чубирко, Кострикова, 1985). Род *Sphaerophysa*, однако, до сих пор не изучался. Во флоре Монголии сем. *Fabaceae* насчитывает 32 рода и около 311 видов (Улзийхутаг, 1988), распространенных в различных экологических условиях. Они встречаются в разных типах растительности, а иногда играют основную роль в их сложении. Большая часть представителей бобовых МНР — это хозяйственно

ценные, кормовые, пищевые, медоносные или лекарственные растения. К последним относится исследуемый вид.

Материал и методика

Incarvillea potaninii — инкарвиллея Потанина. Многолетнее растение с длинным деревянистым корневищем и стеблем до 20 см выс. Листья очередные, непарноперистые, с яйцевидно-ромбическими зубчатыми сегментами. Цветки в кисти по 2—7, с мелкой чашечкой и крупным (до 5 см дл.) трубчато-воронковидным пурпуровым венчиком с 5 округлыми, отогнутыми лопастями. Тычинок 4, с пыльниками, прикрепленными на верхушке тычиночной нити, со своеобразными приспособлениями, обеспечивающими вскрывание пыльников с помощью насекомых. Теки пыльников свисают по бокам нити, соединены связником, на адаксиальной стороне которого находится вырост в виде массивного крючка, а на абаксиальной — пленчатый надсвязник. Острые шипы-крючки расположены и на абаксиальной стороне каждой теки. Пыльники интрорзные. Плод — многосемянная двустворчатая коробочка. Семена крылатые. Родина — Монголия. Растет по бортам и днищам сайров, у подножий скал, в каменистых распадках. Материал для исследования собирали в естественных условиях (пустынный стационар Жинст-уул).

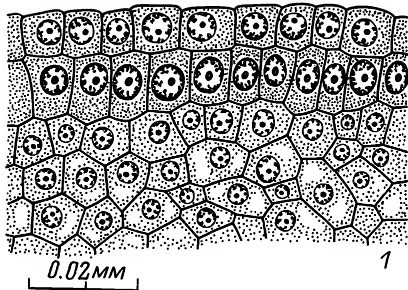
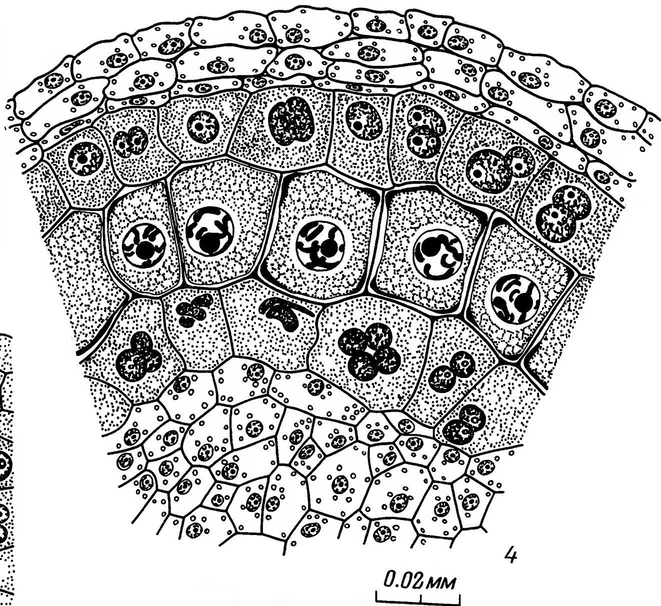
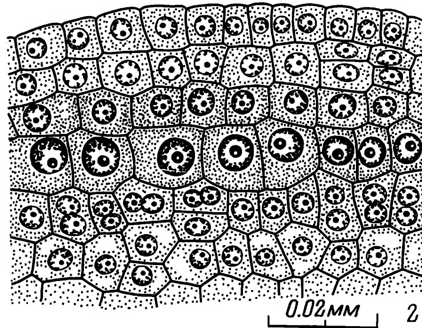
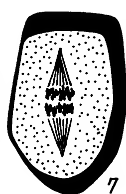
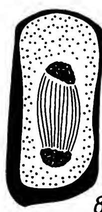
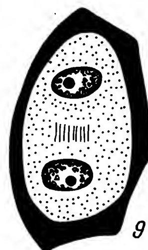
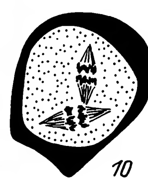
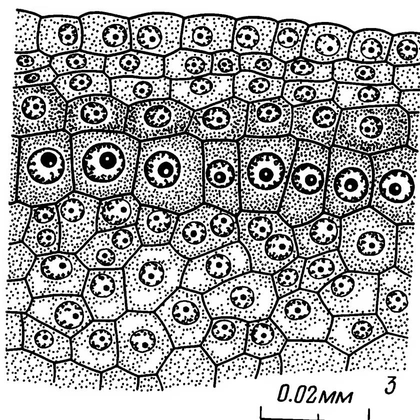
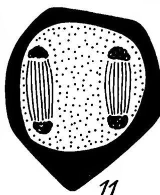
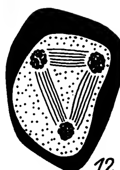
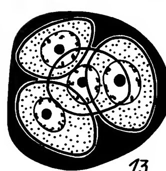
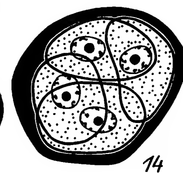
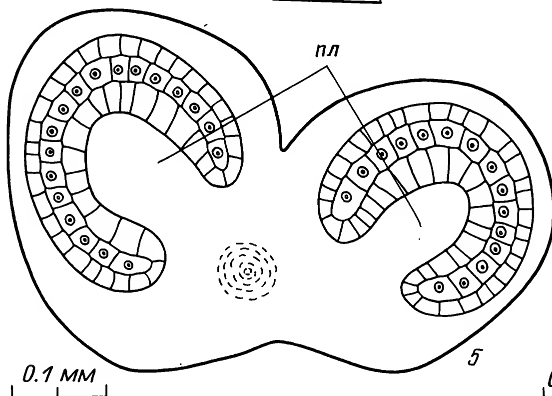
Sphaerophysa salsula — сферофиза солонцовая. Многолетнее корнеотпрысковое растение (30—50 см выс.) с прямыми стеблями. Листья непарноперистые, с 6—10 парами продолговато-овальных листочков. Цветки многочисленные, в длинных кистях на пазушных цветоносах, чашечка колокольчатая, венчик ярко-красный или темно-пурпуровый. Бобы крупные, многосемянные, пузыревидно-вздутые, нераскрывающиеся, на длинной ножке. В Монголии растет на солонцеватых песках, пухлых солончаках, на берегах соленых озер и рек, среди солонцеватых чиевников и саксаульников. Материал для исследования собирали в июне—июле 1986 г. в естественных условиях произрастания (пустынный стационар оазис Эхийн-гол).

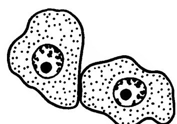
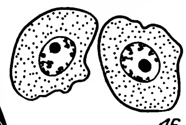
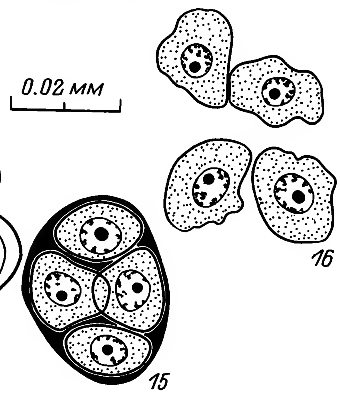
Для исследования обоих видов фиксировали бутоны разной величины, цветки и завязи в смеси Карнуа (6:3:1). Обрабатывали материал по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 8—20 мкм. Окрашивали постоянные препараты тройной окраской (фуксин, по Фельгену, — гематоксилин, по Эрлиху, — алциановый синий) и процноновыми красителями. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа Ergaval.

Результаты исследования и их обсуждение

Incarvillea potaninii

Пыльник, пыльцевое зерно. В цветке 4 крупных пыльника. Пыльники 4-гнездные, 2-тековые, причем теки соединены только на верхушке тычиночной нити (рис. 1, *6*), а на всем остальном протяжении пыльника они разобщены, свисают вдоль тычиночной нити и на срезе выглядят независимыми друг от друга и от тычиночной нити (рис. 1, *18, 19*). В каждую теку из тычиночной нити входит проводящий пучок (рис. 1, *5, 18, 19*). Характерной особенностью пыльников является наличие в их каждом гнезде плацентоида — стерильного выроста, в связи с чем на ранних стадиях гнезда имеют подковообразную форму (рис. 1, *5, 6*). Плацентоиды наблюдаются почти до стадии созревания 2-клеточного пыльцевого зерна. К моменту вскрывания пыльника они разрушаются, так же как и перегородка теки между гнездами, в результате чего гнезда объединяются (рис. 1, *20*).


0.02мм
1

4
0.02мм

0.02мм
2

7

8

9

10

0.02мм
3

11

12

13

14

пл
0.1 мм
5

0.2мм
6


16

0.02 мм
15

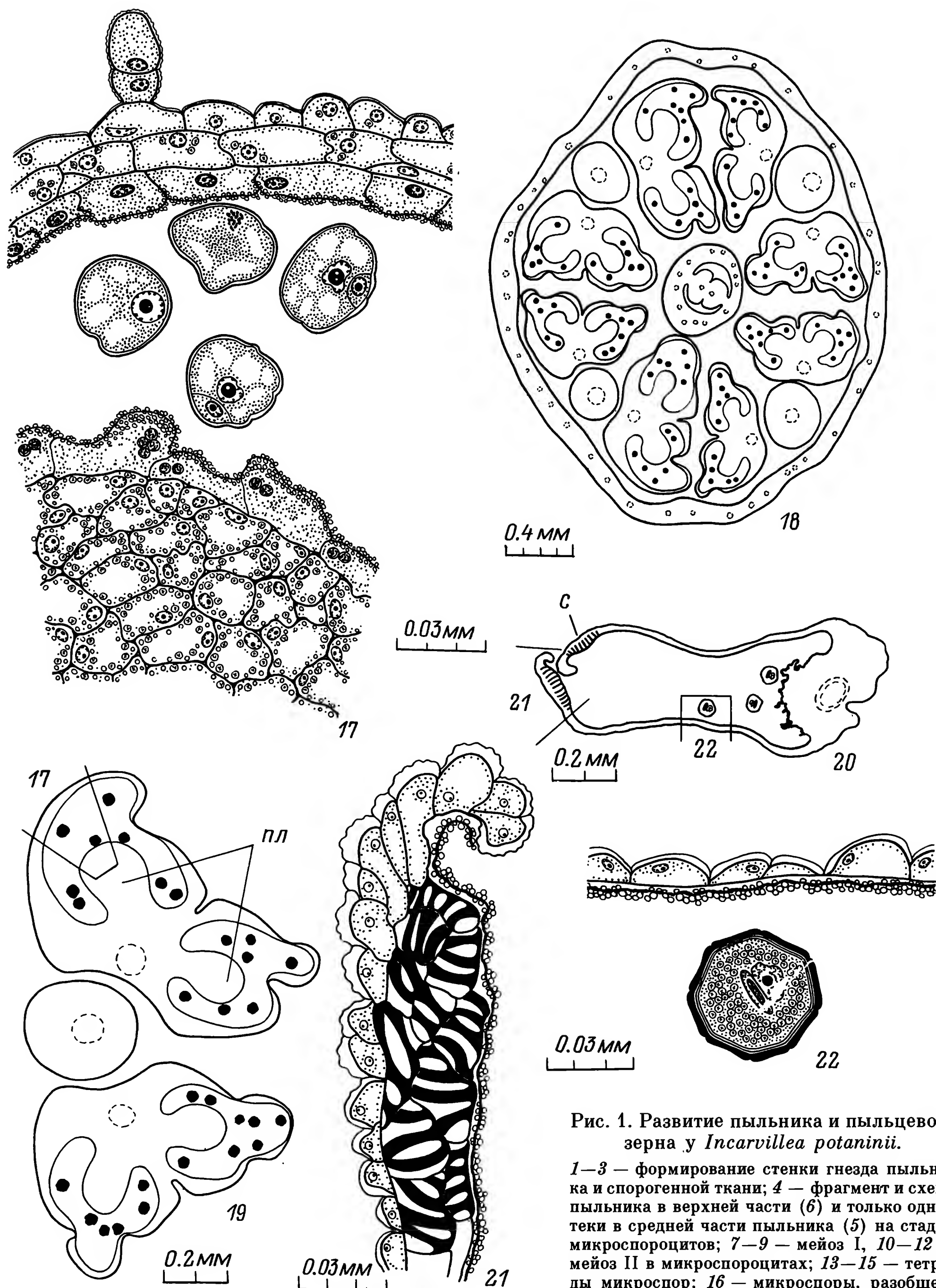


Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Incarvillea potaninii.*

1—3 — формирование стенки гнезда пыльника и спорогенной ткани; *4* — фрагмент и схема пыльника в верхней части (*6*) и только одной теки в средней части пыльника (*5*) на стадии микроспороцитов; *7—9* — мейоз I, *10—12* — мейоз II в микроспороцитах; *13—15* — тетрады микроспор; *16* — микроспоры, разобщенные из тетрады; *17* — фрагмент пыльника на стадии образования 2-клеточных пыльцевых зерен; *18* — срез бутона с 4 пыльниками, и отдельный пыльник (*19*), теки которого обособлены друг от друга и от тычиночной нити на той же (*17*) стадии; *20* — схема одной теки зрелого вскрывшегося пыльника; *21* — фрагмент части стомиума; *22* — фрагмент стенки и зрелое 2-клеточное пыльцевое зерно. *пл* — плацентоид, *с* — стомиум; *1—3* — продольные, *4—6, 17—22* — поперечные срезы.

Формирование стенки гнезда пыльника происходит центробежно по типу двудольных (рис. 1, *1—3*). Сформированная стенка состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Тапетум клеточный секреторный, однослойный. На ранних стадиях тапетум со стороны плацентоида опережает в развитии таковой в стенке пыльника: в его клетках раньше начинают делиться ядра и они становятся 2-, а затем 4-ядерными (рис. 1, *2—4*), и сами клетки еще на стадии профазы мейоза в микроспороцитах более крупные и с более плотной цитоплазмой (рис. 1, *5*). В дальнейшем эта разница становится незначительной. Со стадии вакуолизированной микроспоры на поверхности тапетальных клеток появляются орбикулы, особенно хорошо различимые на более поздних стадиях, когда содержимое клеток тапетума становится менее плотным (рис. 1, *17*). В зрелом пыльнике пленка с орбикулами сохраняется (рис. 1, *21, 22*). Средний слой эфемерный, исчезает к началу деления ядра микроспоры (рис. 1, *17*). Эндотеций существует довольно продолжительное время, но в зрелом пыльнике сохраняется только в районе стомиума, в месте вскрывания пыльника, в нескольких клетках его присутствуют фиброзные пояски (рис. 1, *20, 21*). Остальная часть стенки зрелого пыльника представлена эпидермой, покрытой кутикулой, под которой расположена пленка с орбикулами (рис. 1, *20, 22*). В течение всего периода существования каждой ткани, начиная с профазы мейоза, в эпидерме, эндотеции, среднем слое и особенно в клетках плацентоида наблюдается крахмал (рис. 1, *4, 17*), количество которого уменьшается по мере созревания пыльника. На эпидерме отмечено наличие мелких 2-клеточных волосков (рис. 1, *17*). Все ткани стенки пыльника и связника зеленые, содержат хлоропласты. Археспорий закладывается под эпидермой дуговидной однослойной тканью (рис. 1, *1*). После его деления с образованием первичной париетальной и спорогенной тканей клетки последней увеличиваются и делятся только антиклинально, так что спорогенная ткань, а позднее и мейоциты располагаются одним слоем вдоль всего пыльника (рис. 1, *4, 5*). Микроспороциты — крупные клетки, с большими ядрами и зернистой цитоплазмой. Во время профазы мейоза вокруг них, начиная с уголков клеток, накапливается каллоза (рис. 1, *4*), которая образует неравномерно утолщенную оболочку вокруг каждого микроспороцита уже к метафазе мейоза I (рис. 1, *7*). Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу (рис. 1, *7—12*). Тетрады микроспор тетраэдральные, изобилатеральные, в каллозных оболочках (рис. 1, *13—15*). После разобщения тетрад микроспоры небольшие, с ядром в центре клетки и гомогенной цитоплазмой (рис. 1, *16*). К этому моменту значительно увеличивается размер гнезда пыльника. В микроспоре появляются вакуоли, затем ядро ее перемещается к оболочке, где делится, в результате чего образуется линзовидная генеративная клетка и крупная, вакуолизированная вегетативная (рис. 1, *17*). Вакуоли постепенно исчезают, генеративная клетка перемещается внутрь вегетативной. Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное, генеративная клетка овальная, с хорошо различимой гомогенной цитоплазмой, расположена рядом с лопастным ядром вегетативной клетки, цитоплазма которой заполнена крахмалом (рис. 1, *22*).

Пыльник значительно опережает в развитии семяпочку: к моменту образования 2-клеточных пыльцевых зерен в семяпочке наблюдается стадия мегаспороцита; созревающему пыльнику соответствует тетрада мегаспор. В некоторых бутонах, а иногда только в некоторых пыльниках одного бутона или даже гнездах одного пыльника в развитии отмечались аномалии на ранних стадиях. В основном это цитомиксис, который наблюдался и в микроспороцитах, и в тапетуме, особенно в его внутренней, прилегающей к плацентоиду части. В дальнейшем такие пыльники дегенерируют.

Семяпочка, зародышевый мешок. Семяпочки в завязи многочисленные. Семяпочка анатропная, на коротком фуникулусе, с одним многослойным (до 16 слоев) интегументом. Микропиле довольно длинное, плотно сомкнутое (рис. 2, *6*). Проводящая система представлена многослойным

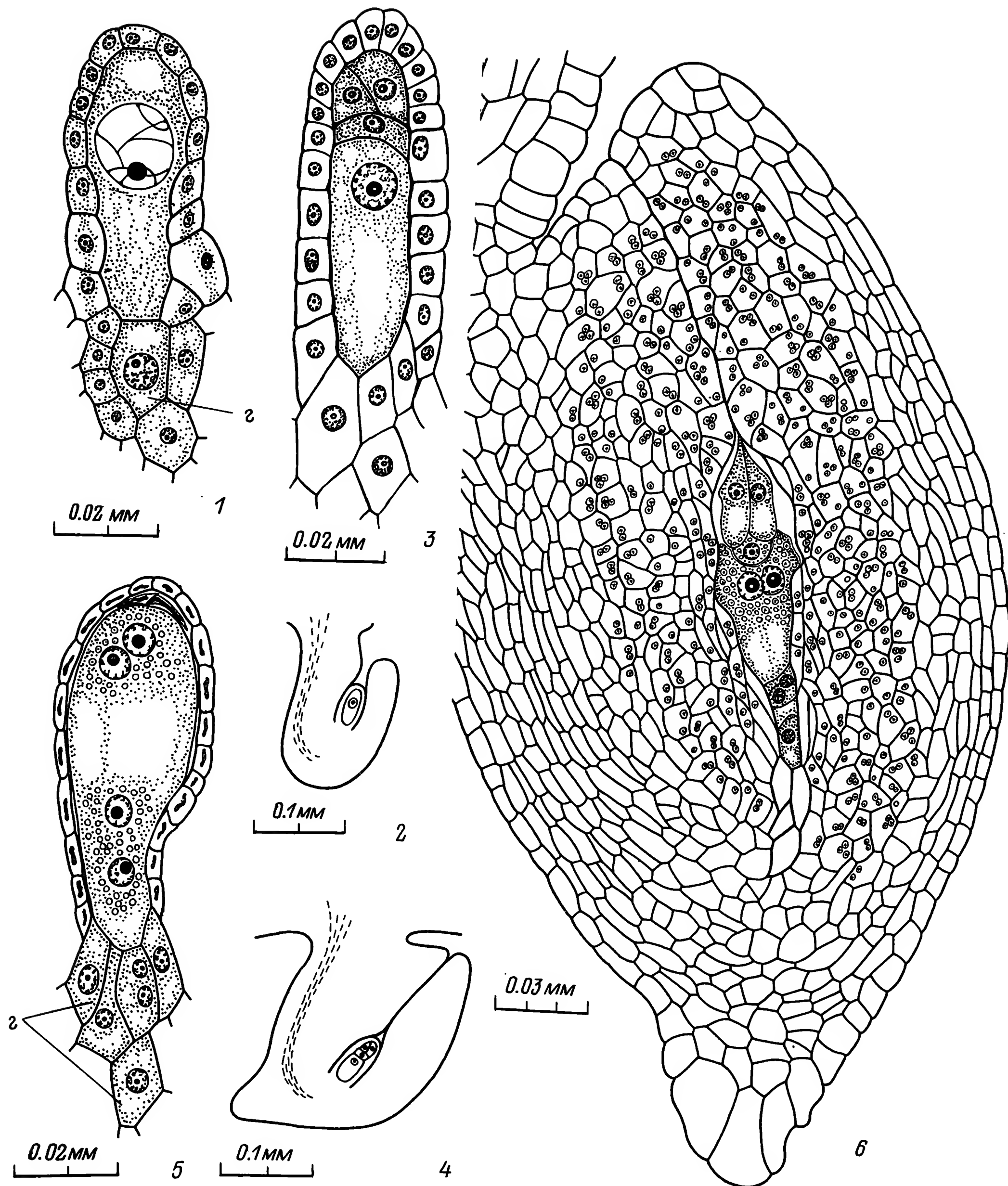


Рис. 2. Семяпочка и зародышевый мешок *Incarvillea potaninii*.

1 — мегаспороцит в нуцеллусе семяпочки, *2* — общий вид семяпочки на стадии мегаспороцита, *3* — тетрада мегаспор и схема семяпочки (*4*) на этой стадии; *5* — 4-ядерный зародышевый мешок, *6* — семяпочка со зрелым зародышевым мешком. *г* — гипостаза.

прокамбиальным тяжем, идущим из фуникулуса к халазе и гипостазе, из халазы по абаксиальной стороне уже немногослойный тяж следует не доходя до микропиле. В интегументе в 7—8 слоях, прилегающих к зародышевому мешку, накапливается большое количество крахмала. Эпидерма интегумента в халазальной части семяпочки представлена очень крупными клетками. Семяпочка тенуинуцеллятная, нуцеллус представлен слоем эпидермы, окружающей мегаспороцит, тетраду мегаспор и зародышевый мешок на ранних стадиях развития (рис. 2, *1—4*), а также группой крупных клеток — гипостазой, расположенных под ними (рис. 2, *5*). В процессе развития эпидерма нуцеллуса разрушается и зародышевый мешок примыкает непосредственно к интегументу (рис. 2, *6*). Интегументальный тапетум не дифференцируется. Семяпочки в завязи чаще наблюдаются на одной и той же стадии, но бывают случаи, когда рядом с семяпочками со зрелым зародышевым мешком находится отставшая по стадии семяпочка с 4-ядерным зародышевым мешком, не отличающаяся от них по величине и толщине интегумента. То же наблюдалось и в завязи, в которой с семяпочками на стадии 4-ядерного зародышевого мешка имелась семяпочка с тетрадой мегаспор.

Археспорий одноклеточный. Без отделения париетальной клетки он преобразуется в мегаспороцит, который к началу мейоза становится крупной, удлиненной клеткой с большим ядром (рис. 2, *1, 2*). В результате мейоза образуется линейная или Т-образная тетрада мегаспор. Халазальная мегаспора становится функционирующей, остальные постепенно дегенерируют (рис. 2, *3, 4*).

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок небольшой, веретеновидной формы, с хорошо дифференцированными элементами. Синергиды с удлиненными базальными концами и крючковидными латеральными выростами, их ядра расположены в центре клеток, апикальные части которых заняты крупной вакуолью. Ядро яйцеклетки находится в плотной цитоплазме в апикальной части, в базальной — крупная вакуоль. В микропилярной части центральной клетки содержится плотная цитоплазма вокруг крупных полярных ядер, которые до оплодотворения не сливаются. В халазальной части — вакуоли. В цитоплазме центральной клетки очень много крахмала, незначительное количество которого отмечено и в яйцеклетке. Три клетки антипод расположены в узком халазальном конце зародышевого мешка друг над другом. Они примыкают к крупным, иногда 2-ядерным, клеткам гипостазы (рис. 2, *5, 6*). Уже на этой стадии заметны латеральные выросты в микропилярной части центральной клетки, постепенно внедряющиеся в интегумент и разрушающие его.

У данного вида наблюдается порогамия и двойное оплодотворение. Развитие эндосперма соответствует типу Incarvillea (Mauritzon, 1935). Первичное ядро эндосперма делится в нижней части удлинившегося зародышевого мешка с закладкой поперечной перегородки. Халазальная клетка становится активным 1-ядерным халазальным гаусторием. Микропилярная клетка делится поперечно на 2 клетки, центральная клетка формирует собственно эндосперм, а микропилярная становится гаусторием, часто 2-ядерным.

Зигота перед делением чрезвычайно удлиняется, ее апикальный конец с ядром и окружающей его цитоплазмой почти достигает халазальной части зародышевого мешка, внедряясь между клетками эндосперма. Деление ее происходит, когда эндосперм уже многоклеточный и четко дифференцирован на терминальные гаустории и собственно эндосперм. В зрелом семени эндосперм и оба его гаустория сохраняются. Эндосперм представлен немногослойной полупрозрачной светло-зеленой пленкой, в клетках которой содержатся хлоропласты. Он окружает довольно крупный, хорошо дифференцированный зародыш с длинным гипокотилем и 2 округлыми семядолями, базальные концы которых доходят до середины гипокотиля, облегая его с 2 сторон. Зародыш ярко-зеленый.

Как указывалось выше, в завязи развивается большое количество семяпочек. После оплодотворения практически во всех семяпочках наблюдаются ранние стадии эндоспермогенеза. Однако уже к моменту первых делений проэмбрио наблюдается дегенерация многих семяпочек и интенсивное разрастание оставшихся. В результате в зрелых плодах семян значительно меньше, чем семяпочек в завязи. Причины этого явления, а также семенная продуктивность будут определены в дальнейшей работе. Возможно, что отставшие в развитии семяпочки отмирают в первую очередь.

Сравнивая эмбриологические признаки мужских и женских структур *I. potaninii* с таковыми представителей сем. *Bignoniaceae*, изученными ранее (Фрейберг, 1987), можно отметить, что этому виду свойственны основные характерные черты, присущие данному семейству. Это формирование стенки гнезда пыльника по типу двудольных; наличие плацентоидов; однослойный клеточный секреторный тапетум с орбикулами, гетероморфный на ранних стадиях; симультанный микроспорогенез; 2-клеточные пыльцевые зерна; многочисленные анатропные, с одним интегументом, тенуинуцеллятные семяпочки; моноспорический зародышевый мешок, развивающийся по Polygonum-типу; целлюлярный с гаусториями эндосперм. Индивидуальные, присущие этому виду и, очевидно, всему роду черты: однослойная стенка зрелого пыльника, представленная эпидермой, утолщенная в месте вскрывания за счет нескольких сохранившихся клеток эндотеция с фиброзными утолщениями (однослойная стенка указана и для рода *Pyrostegia*); отсутствие интегументального тапетума в семяпочке, Incarvillea-тип эндоспермогенеза; наличие в тканях пыльника, в эндосперме и особенно в зародыше хлоропластов.

Sphaerophysa salsula

Пыльник, пыльцевое зерно. В цветке 10 пыльников, расположенных по 5 на двух уровнях (рис. 3, *1*). Пыльники 4-гнездные, 2-тековые (рис. 3, *2*). Формирование стенки гнезда пыльника осуществляется по двудольному типу, центробежно. Состоит она из эпидермы, эндотеция, 1—2 средних слоев и тапетума (рис. 3, *3*). Тапетум клеточный секреторный, со стороны связника иногда нерегулярно-2-слойный. На протяжении всей жизнедеятельности клетки тапетума остаются 1-ядерными, но ядра становятся очень крупными, занимая бóльшую часть клетки (рис. 3, *11, 12, 17*). На стадии микроспор в цитоплазме крупных клеток тапетума заметны пластиды с мелкими зернами крахмала. На этой же стадии на внутренней тангентальной поверхности клеток тапетума и экзине микроспор начинают обнаруживаться гранулы трифины (рис. 3, *12*). Средний слой (1—2) дегенерирует после мейоза и к моменту деления ядра микроспоры уже не наблюдаются даже его остатки (рис. 3, *12*). Клетки эндотеция значительно увеличиваются, в них к этому же времени появляются фиброзные утолщения (рис. 3, *12*). Эпидерма в созревающем пыльнике с крупными клетками, покрытыми тонким слоем зубчатой кутикулы (рис. 3, *17*). В зрелом пыльнике стенка представлена крупными клетками эпидермы и эндотеция.

Спорогенная ткань 3—4-слойная, на поперечном срезе округлая (рис. 3, *3*). Микроспороциты не очень большие, но с крупным ядром. Тетрады микроспор образуются по симультанному типу (рис. 3, *4—8*). Форма их чаще тетраэдральная, реже — крестообразная (рис. 3, *11*). Микроспороциты и тетрады микроспор в каллозных неравномерно утолщенных оболочках, с гребневидными выростами (рис. 3, *4—8, 11*). Мейоз в пыльниках одного цветка и даже в гнездах одного пыльника протекает асинхронно, поэтому все фазы мейоза можно наблюдать в одном бутоне. В отдельных случаях наблюдались аномалии в мейозе (I и II): разброс хромосом в метафазе по всей клетке, выбросы отдельных хромосом за пределы веретена, неравное расхождение хромосом, в результате чего в анафазе

и телофазе II наблюдалось в одном микроспороците до 4 пар агглютинированных хромосом, а затем — до 6—7 ядер разной величины (рис. 3, *9, 10*). Довольно часто наблюдался и цитомиксис в профазе мейоза. Вероятно, все эти аномалии, ведущие в дальнейшем к частичной стерилизации пыльцы, а в случае цитомиксиса — к дегенерации всех микроспороцитов и соответственно пыльника, обусловлены нарушениями жизнедеятельности тапетума, который в таких пыльниках (или отдельных гнездах) отличался от нормально функционирующего бледно окрашенной цитоплазмой, крупными вакуолями и небольшими, смещенными к оболочке клетки ядрами.

После разобщения из тетрад микроспоры мелкие, с ядром, расположенным в центре клетки (рис. 3, *11*). Затем микроспоры увеличиваются, становятся овальными, ядро смещается к оболочке, но появления крупной вакуоли не наблюдается (рис. 3, *12, 13*). Ядро микроспоры делится, что сопровождается цитокинезом, образуются небольшая генеративная и более крупная вегетативная клетки пыльцевого зерна. Ядра их также значительно отличаются по размерам. Цитоплазма генеративной клетки гомогенная, вакуоли отсутствуют, в вегетативной клетке вокруг ядра цитоплазма более плотная, чем в периферийной части клетки, изобилующей мелкими вакуолями (рис. 3, *14—17*). По мере продвижения генеративной клетки внутрь вегетативной вакуоли уменьшаются, в цитоплазме появляются в большом количестве пластиды с крахмалом. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. Цитоплазма вегетативной клетки заполнена крахмалом.

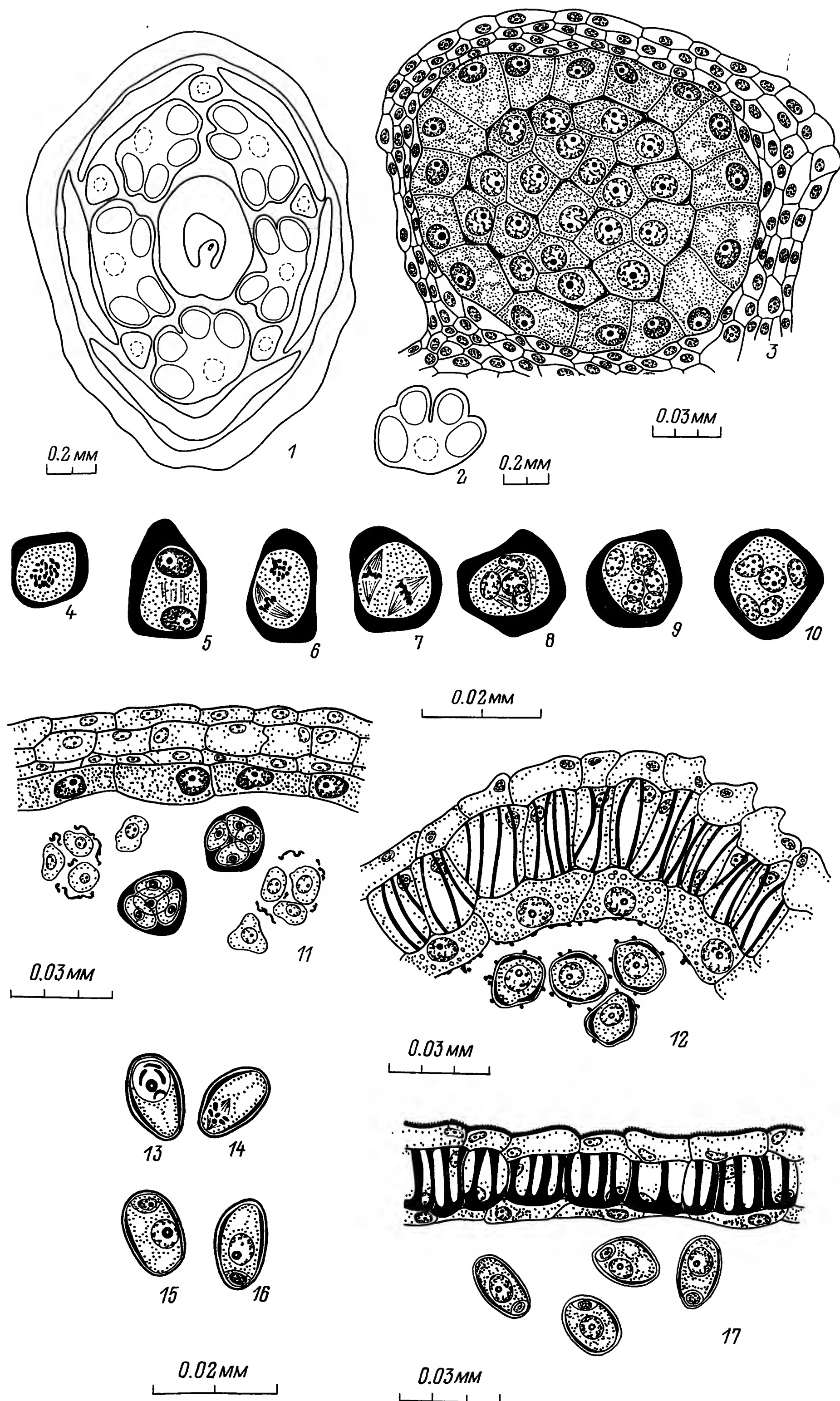
Семяпочка, зародышевый мешок. В завязи развиваются многочисленные семяпочки. Они ана-кампилотропные, с 2 интегументами, крассинуцеллятные. Оба интегумента 2-слойные, расширяющиеся в микропилярной части (внутренний до 3 слоев, наружный — до 5—7). Микропиле образуется обоими интегументами, экзостом и эндостом расположены в разных плоскостях, оба довольно длинные. Интегументы плотно прилегают друг к другу, а между нуцеллусом и внутренним интегументом всегда остается воздушная полость, значительно расширенная в халазальной зоне. В обоих интегументах клетки довольно крупные, особенно отличаются клетки наружной эпидермы, они очень большие в халазальной и микропилярной частях семяпочки. Интегументальный тапетум не дифференцируется. Фуникулус широкий, короткий, с выступом. По нему к гипостазе следует проводящий пучок, в котором дифференцируются кольчатые сосуды (рис. 4, *5*).

Нуцеллус представлен эпидермой и 2 слоями париетальной ткани в микропилярной части, 3—5-слойной латеральной и многослойной халазальной частями. В процессе созревания зародышевого мешка микропилярная часть нуцеллуса постепенно разрушается, а халазальная в виде многослойного постамента заметно увеличивается, разрастается и изгибается (рис. 4, *2—5*). В основании нуцеллуса различается гипостаза из 2 слоев клеток с более плотной цитоплазмой, от нее к зародышевому мешку следует 3-слойный тяж из удлиненных клеток. После оплодотворения разрушение нуцеллуса идет довольно интенсивно, так что к шаровидной стадии развития зародыша остатки его деструктурированных клеток сохраняются только у гипостазы (рис. 4, *11*).

Археспорий 1-клеточный. Археспориальная клетка делится периклинально, образуя париетальную и спорогенную клетки. Париетальная делится перикли-

Рис. 3. Пыльник и пыльцевое зерно *Sphaerophysa salsula*.

1 — срез бутона: видны 5 пыльников, а также 5 тычиночных нитей, пыльники которых расположены на другом уровне, и семяпочка с мегаспороцитом; *2* — отдельный пыльник, *3* — сформированное гнездо этого пыльника на стадии микроспороцитов; *4, 5* — мейоз I в микроспороцитах; *6—8* — мейоз II; *9, 10* — увеличенное число ядер, образовавшихся в результате аномалий в мейозе; *11* — фрагмент пыльника с тетрадами микроспор и их разобщение; *12* — фрагмент пыльника с микроспорами перед делением; *13—16* — деление ядра микроспоры, образование 2-клеточного пыльцевого зерна; *17* — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами. *1—3, 12* — поперечные, *11, 17* — продольные срезы.


1
0.2 мм
2
0.2 мм
3
0.03 мм
4
5
6
7
8
9
10
0.02 мм
11
0.03 мм
12
0.03 мм
13
14
15
16
0.02 мм
17
0.03 мм

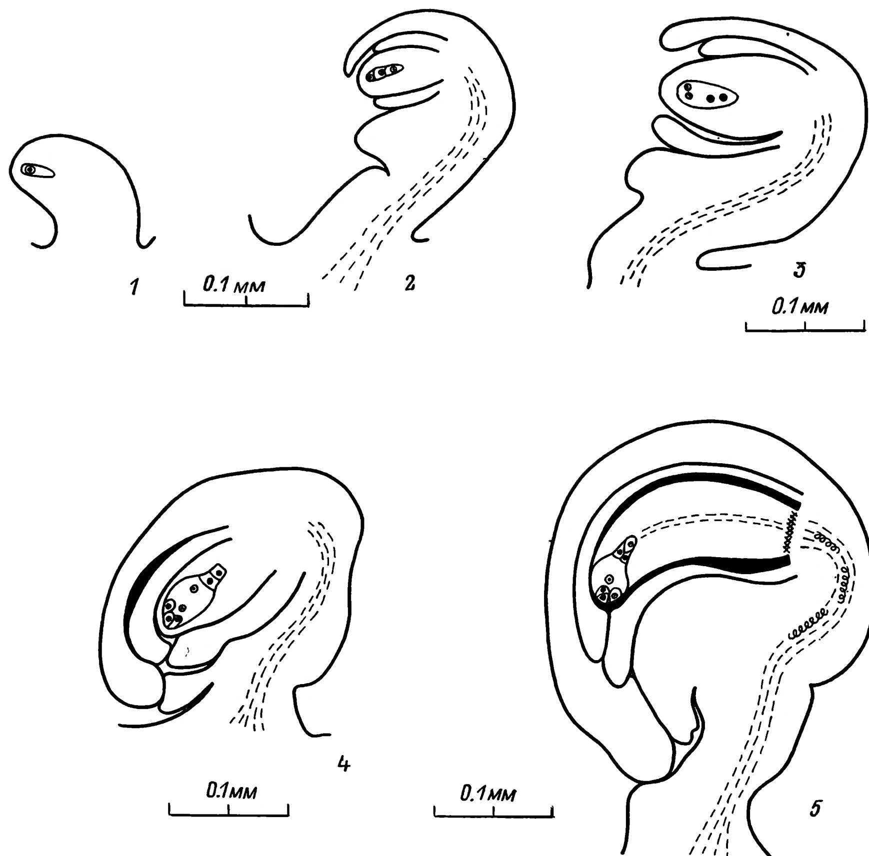
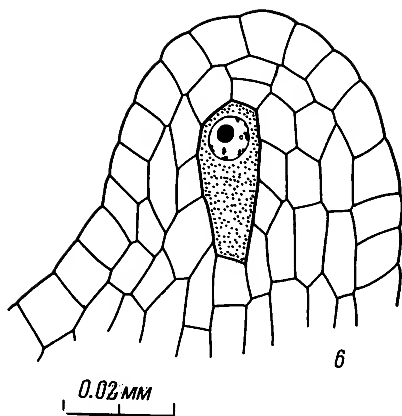


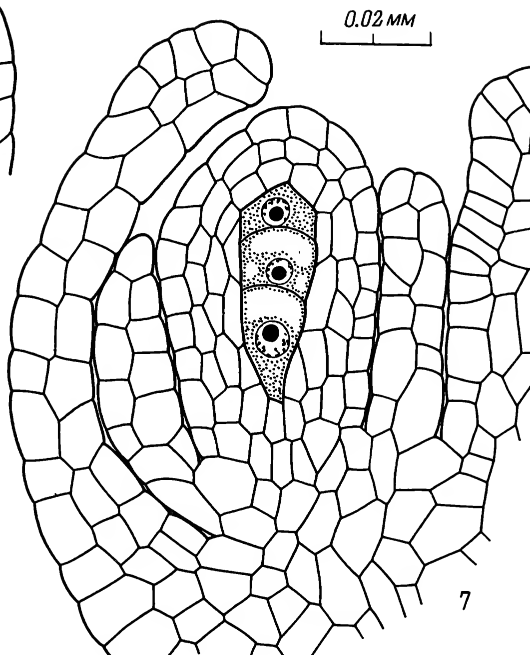
Рис. 4. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Sphaerophysa salsula*.

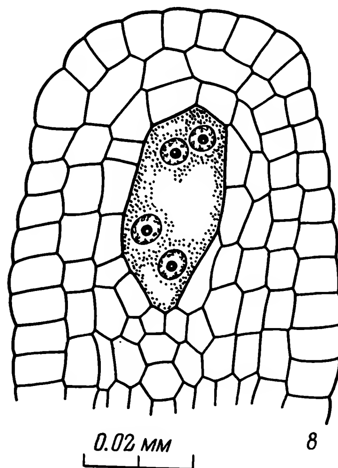
1—5 — динамика развития семяпочки от стадии мегаспороцита до стадии зрелого зародышевого мешка;

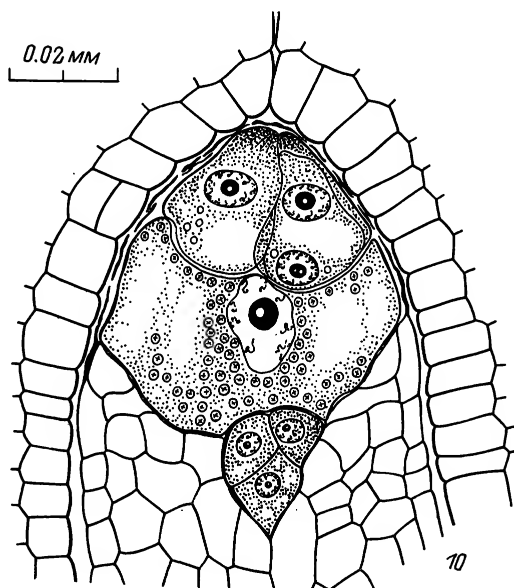
нально и антиклинально, образуется 2-слойная париетальная ткань, а спорогенная клетка дифференцируется в мегаспороцит (рис. 4, *6*). В результате мейоза формируется тетрада мегаспор. Довольно часто в верхней клетке диады деления не происходит, делится только нижняя клетка, и образуется триада (рис. 4, *7*). Халазальная мегаспора становится функционирующей, остальные довольно быстро дегенерируют.

Зародышевый мешок моноспорический, развивается по Polygonum-типу. Последовательно проходят митозы и соответственно 2-, 4-, 8-ядерная стадии развития зародышевого мешка с последующим клеткообразованием (рис. 4, *8, 9*). Сформированный зародышевый мешок 8-ядерный, 7-клеточный, содержит яйцевой аппарат из 3 клеток, центральную клетку с 2 полярными ядрами и 3 антиподальные клетки, расположенные линейно или Т-образно (рис. 4, *9*). Дифференциация элементов зародышевого мешка и его рост сопровождаются разрушением нуцеллуса в микропилярной и латеральной частях и изменением формы самого зародышевого мешка (рис. 4, *9, 10*). Значительно увеличивается в целом семяпочка, именно в этот период она приобретает ту форму и структурные особенности, о которых упоминалось выше (рис. 4, *4, 5*). Зрелый зародышевый мешок микропилярной и латеральной частями примыкает к интегументу, расширенная халазальная часть центральной клетки и антиподы примыкают к нуцеллусу. Оболочки их в месте контакта утолщены. Элементы зрелого зародышевого мешка крупные, особенно это касается клеток яйцевого









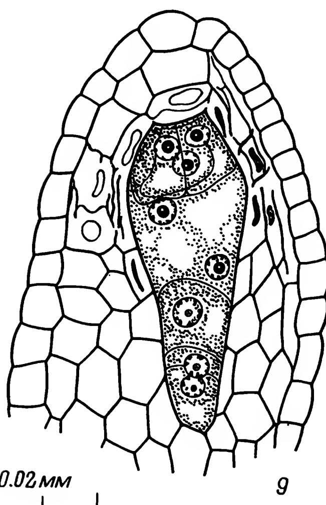


Рис. 4 (*продолжение*).

6 — мегаспороцит в нуцеллусе; *7* — триада в нуцеллусе, рост интегументов; *8* — 4-ядерный, *9* — сформированный и *10* — зрелый зародышевый мешок;

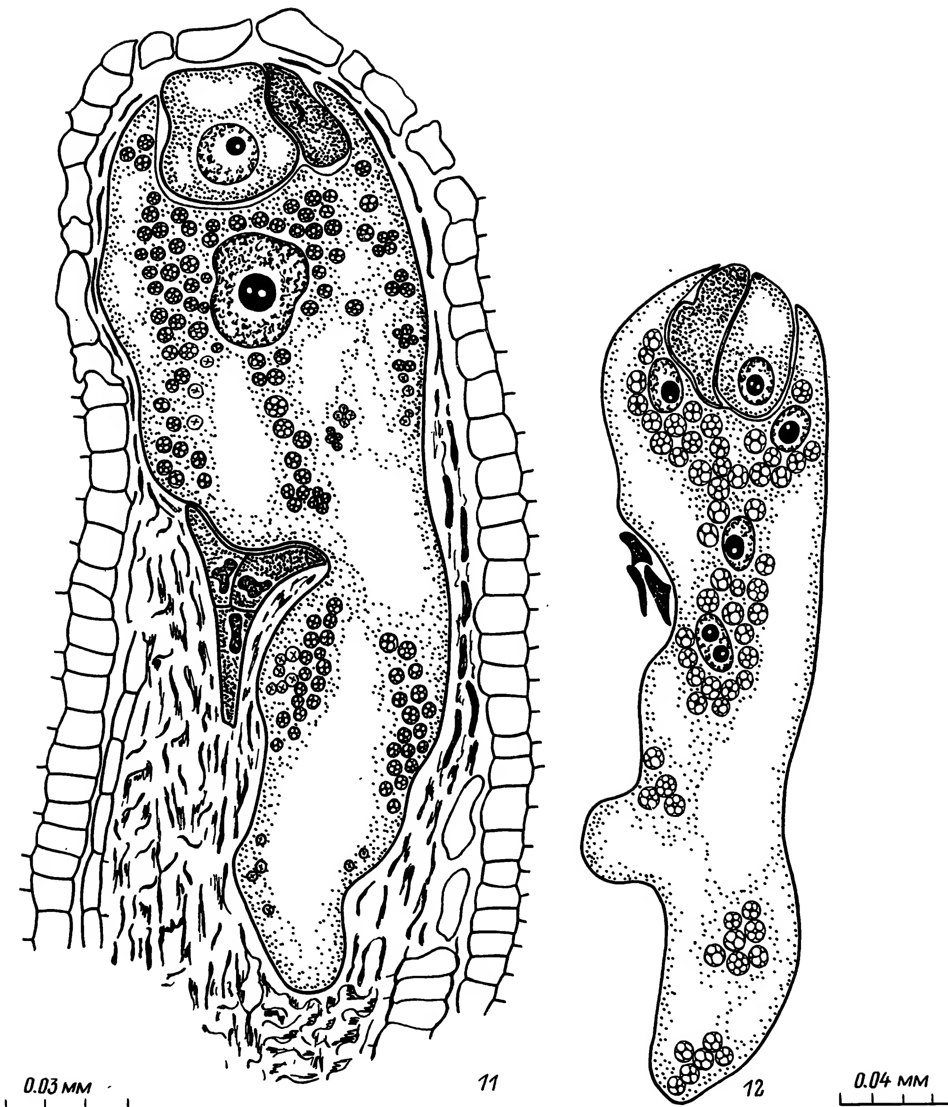


Рис. 4 (*окончание*).

11 — зародышевый мешок после оплодотворения; *12* — зигота и первые ядра эндосперма. В центральной клетке (*10*) и первичной клетке эндосперма (*11, 12*) большое количество крахмала.

аппарата. Они грушевидной формы, синергиды с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом, крупными ядрами в базальной и вакуолями в апикальной частях клетки. В яйцеклетке ядро расположено в апикальной, а вакуоли — в центральной части клетки. Цитоплазма в клетках яйцевого аппарата довольно плотная. Полярные ядра сливаются до оплодотворения и крупное лопастное ядро центральной клетки располагается под яйцевым аппаратом. Вся клетка пронизана тяжами цитоплазмы, между которыми располагаются крупные вакуоли. В синергидах и яйцеклетке в небольшом, а в центральной клетке в значительном количестве присутствует крахмал. Антиподы — 3 клетки с плотной цитоплазмой и небольшими ядрами (рис. 4, *10*).

Для исследуемого вида свойственна порогамия и двойное оплодотворение.

После объединения половых ядер ядро зиготы и первичное ядро эндосперма делятся не сразу. За это время изменяются их величина и состояние хроматина по сравнению с таковыми до оплодотворения. Изменяются величина и даже форма зиготы, характер ее вакуолизации по сравнению с яйцеклеткой. Но особенно заметны изменения, происходящие с центральной клеткой зародышевого мешка. Образуется вырост, который, подобно гаусторию, внедряется в нуцеллус, интенсивно разрушая его. В этот же период продолжается накопление крахмала в цитоплазме первичной клетки эндосперма, амилопласты содержат сложные крахмальные зерна, очень четко различающиеся в поляризованном свете (рис. 4, *11*). Клетки антипод постепенно дегенерируют, так же как и интактная синергида.

Эндосперм нуклеарный. Первичное ядро эндосперма делится вблизи зиготы. Первые деления ядер эндосперма проходят синхронно. Ядра располагаются в тяжах и пристенном слое цитоплазмы (рис. 4, *12*). Зигота делится, когда в эндосперме насчитывается 8 ядер.

В завязи чаще всего семяпочки развиваются синхронно и находятся на одной стадии. После оплодотворения почти такая же картина наблюдается и в развитии семян с разницей в одно-два деления в эндосперме и зародыше. Завязываемость семян у этого вида очень хорошая, практически во всех семяпочках проходит оплодотворение и начинают развиваться семена.

Таким образом, у *Sphaerophysa salsula* развитие мужских и женских эмбриональных структур в норме обеспечивает опыление и оплодотворение и создает предпосылку для нормального развития семян. И если в развитии структур пыльника встречались аномалии, то в семяпочке таковых не отмечено, за исключением отставания в фазе развития крайних верхних семяпочек в завязи.

Сравнивая эмбриологические признаки ранее не изученного рода *Sphaerophysa* с таковыми сем. *Fabaceae* (Чубирко, Кострикова, 1985), можно отметить, что по основным эмбриологическим особенностям мужских и женских эмбриональных структур этот род полностью вписывается в широкий спектр признаков семейства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Улзийхутаг Н. Бобовые Монгольской Народной Республики // Природные условия, растительный покров и животный мир Монголии. Пущино, 1988. С. 218—231. — *Фрейберг Т. Е.* Семейство *Bignoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae.* Л.: Наука, 1987. С. 259—264. — *Чубирко М. М., Кострикова Л. Н.* Семейство *Fabaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Brunelliaceae—Tremandraceae.* Л.: Наука, 1985. С. 67—77. — *Mauritzon J.* Etwas über die Embryologie der *Bignoniaceen* // Bot. Notiser. 1935. S. 60—77.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Институт ботаники АН МНР, Уланбатор.

Получено 8 X 1989.

УДК 582.734

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

В. Н. Гладкова, Л. И. Свешникова

К ЦИТОСИСТЕМАТИКЕ РОДА *PYRUS (ROSACEAE)*

V. N. GLADKOVA, L. I. SVESCHNIKOVA. ON THE CYTOSYSTEMATICS OF THE GENUS *PYRUS (ROSACEAE)*

Определены хромосомные числа у 7 полиморфных видов рода *Pyrus* флоры Закавказья и у 2 видов этого рода флоры Средней Азии. Установлено, что характерные для видов морфологическая вариабельность и гибридизация не сопровождаются процессом полиплоидизации.

Виды рода груша — *Pyrus* L., широко представленные во флоре СССР и особенно в горных областях Кавказа и Средней Азии, до последнего времени

остаются слабо изученными в цитологическом отношении. Основные определения хромосомных чисел, известные по литературным данным, относятся к восточноазиатским и европейским видам (Adati, 1933; Zielinski, Thompson, 1968; Index . . ., 1981, 1984, 1988). Согласно этим определениям, большинство видов являются диплоидами с 2n=34. Полиплоидия установлена главным образом у культивируемых видов (Uhlik, 1961; Туз, Лозицкий, 1970; Туз и др., 1979).

Нами было проведено изучение хромосомных чисел у некоторых видов груш флоры Армении и Таджикистана.

Материал и методика

Хромосомные числа определялись нами в кончиках корней семенных проростков 9 видов, 2 разновидностей и 2 гибридов рода, собранных в природных местообитаниях. Гербарий изученных образцов хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. Указанные в тексте номера относятся к гербарным образцам.

Предварительно замоченные в воде семена были поставлены на стратификацию в термокамеру с температурой 0—+3 °С. Прорастание у всех видов в термокамере началось примерно через 2 мес. Перенос чашек Петри с семенами в теплое помещение вызвал дружное прорастание большей части семян. Растянутый срок прорастания (около месяца) наблюдался только у памирской груши *P. cajon*. Проростки выращивали в холодной оранжерее и затем высаживали в открытый грунт.

Кончики корней фиксировали в смеси Карнуа (3 : 1) с предварительной обработкой парадихлорбензолом в течение 2—3 ч, давленые препараты приготавливали по стандартной методике с окраской по Фёльгену.

Хромосомные числа

P. cajon Zapr., **2n=42 и 43** (у проростков); мы предполагаем триплоидную природу вида с 2n=51 (см. ниже). Таджикская ССР, Варзобский р-н, Варзобская опытная биологическая станция в ущелье Кондара, в поселке, 4 X 1984, Гладкова.

P. caucasica Fed., **2n=34.** Дагестанская АССР, Унцукульский р-н, Араканский совхоз, склон к Буйнакскому шоссе, 15 X 1987, № 10, Гладкова, Леонова; Армянская ССР, окрестности г. Дилижана, дорога на оз. Парзлич, сев.-зап. склон в буковом лесу, 27 IX 1985, № 56, Трифонова.

P. communis L., **2n=34.** Армянская ССР, Азизбековский р-н, Джермук, склон к Арпа-чай напротив гостиницы, ниже дубового леса, 26 IX 1985, № 10, Гладкова, Филатова.

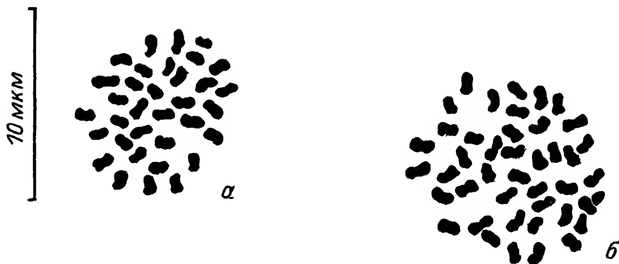
P. complexa Rubtz., **2n=34.** Армянская ССР, Мегринский р-н, зимовье Таштунский Тахталар, опушка дубового леса, 4 X 1985, № 49, Гладкова, Филатова.

P. fedorovii Kuth., **2n=34.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, недалеко от руин Гладзорского университета, 25 IX 1985, № 6-е, Гладкова, Филатова.

P. korshinskyi Litv., **2n=34.** Таджикская ССР, левый берег р. Вахш в окрестностях Комсомолабада, X 1984, семена собраны экспедицией Варзобской биологической станции.

P. nutans Rubtz., **2n=34.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, склон к ручью у руин Гладзорского университета, 25 IX 1985, № 6-в, Гладкова, Филатова.

P. salicifolia Pall., **2n=34.** Армянская ССР, Абовянский р-н, по ущелью Гарни-чай, у верхней дороги недалеко от Гехарда, 21 IX 1985, № 1, Гладкова, Филатова; Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, склон к ручью у руин Гладзорского университета, 25 IX 1985, № 5, Гладкова, Филатова.



Метафазная пластинка *Pyrus korshinskyi*, 2n=34 (*а*), метафазная пластинка *Pyrus cajon* с аномальным числом хромосом 2n=42 (*б*).

P. salicifolia var. *angustifolia* Kuth., **2n=34.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, в окрестностях руин Гладзорского университета, 25 IX 1985, № 6-д, Гладкова, Филатова.

P. salicifolia var. *serrulata* Browicz., **2n=34.** Армянская ССР, Ехегнадзорский р-н, в окрестностях руин Гладзорского университета, 25 IX 1985, № 6, Гладкова, Филатова.

P. pseudosyriaca Gladkova, **2n=34.** Армянская ССР, Азизбековский р-н, Джермук, окрестности аэропорта, склон к шоссе, на опушке дубового леса, 25 IX 1985, № 8, № 8-б; Армянская ССР, Азизбековский р-н, Джермук, склон к Арпачай напротив гостиницы, ниже дубового леса, 26 IX 1985, № 11, 12, Гладкова, Филатова.

P. pseudosyriaca×*P. salicifolia,* **2n=34.** Армянская ССР, Мегринский р-н, окрестности развалин села Мюльк, 3 X 1985, № 31, Гладкова, Филатова.

P. pseudosyriaca×*P. caucasica,* **2n=34.** Армянская ССР, Азизбековский р-н, разнотравный склон к шоссе, недалеко от сел. Кечут, 27 IX 1985, № 27, Гладкова, Филатова.

Результаты и обсуждение

На первых стадиях развития проростки большинства видов имеют значительное сходство между собой. Их первые листья заостренно-эллиптические или ромбические, неравномерно зубчатые; последующие — обычно остропильчатые. Более поздние листья различаются по форме, они округло-яйцевидные у *P. caucasica* и удлиненно-эллиптические у узколистных груш типа *P. salicifolia.* Только у проростков *P. korshinskyi* молодые листья перисторассеченные. Опушение листьев у молодых растеньиц не выражено.

Распространенный в Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае *P. korshinskyi* является представителем своеобразной линии эволюции в роде *Pyrus*, характеризующейся гетерофилией (присутствием перисторассеченных листьев наряду с цельными). Этот вид характеризуется диплоидным числом хромосом 2n=34 (см. рисунок).

Проростки второго среднеазиатского вида *P. cajon* были выращены из семян, собранных с культивируемого экземпляра. *P. cajon* естественно произрастает только на Западном Памире на высоте 2500 м над ур. м., образуя рощи в ущелье р. Гунт. По устному сообщению сотрудницы Хорогского ботанического сада А. В. Денгубенко, эта груша не дает полноценных семян и размножается исключительно корневой порослью. Семена в небольшом количестве образуются только при переопылении ее с другими видами. Неполноценность семян, растянутый срок их прорастания, крупные плоды и листья позволяют нам предположить триплоидную природу этого вида (2n=51). В корнях нескольких полученных проростков нами определены аномальные хромосомные числа

42 и 43. Такие числа могли возникнуть в результате оплодотворения яйцеклетки с аномальным числом n=25 и 26 мужской гаметой с n=17. Триплоидность этого вида свидетельствует в пользу его культурного происхождения.

Особый интерес представляло изучение чисел хромосом у видов флоры Закавказья. Необычный полиморфизм груш, наблюдающийся здесь, объясняется не только естественной вариабельностью видов, но также натурализацией культиваров и гибридизационными процессами. По аналогии с другими крупными родами подсемейства *Maloideae*, у которых такие же процессы сопровождаются возникновением полиплоидных рядов, здесь также можно было прогнозировать разнообразие хромосомных чисел.

Числа хромосом были изучены нами у разных морфологических вариантов 2 видов груш из Армении (*P. pseudosyriaca, P. salicifolia*). Семена *P. pseudosyriaca* были собраны с деревьев с типичными для этого вида листьями (№ 8-б) и более мелкими листьями (№ 8), с плодами на короткой толстой ножке (№ 11) и тонкой более длинной ножке (№ 12). Морфологические различия не нашли своего отражения в хромосомных числах, все изученные варианты *P. pseudosyriaca* оказались диплоидными, так же как и близкие к этому виду *P. nutans* и *P. complexa.*

Не обнаружена вариабельность по хромосомным числам и у разновидностей *P. salicifolia.*

Стабильное хромосомное число (2n=34) характерно и для *P. caucasica*, семена которой были собраны в ее классическом местообитании (окрестности Дилижана) и в Дагестане, где, согласно Ан. А. Фёдорову (по А. А. Гроссгейму, 1952), существует особая раса этого вида. Одичавший экземпляр *P. communis*, разнообразные сорта которой имеют полигибридное происхождение, также оказался диплоидом.

Полученные данные свидетельствуют о том, что наблюдающийся у закавказских видов груш полиморфизм не сопровождается вариабельностью хромосомных чисел. Эволюция рода *Pyrus* проходит на диплоидном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5. 453 с. — *Туз А. С., Лозицкий А. Я.* Полиплоидные сорта яблони и груши // Генетика. 1970. Т. 6, № 9. С. 41—50. — *Туз А. С., Варшанина Т. П., Романова Н. И.* Полиплоидные сорта яблони *Malus* Mill. L. и груши *Pyrus* L. // Генетика. 1979. Т. 15, № 4. С. 684—690. — *Adati S.* Untersuchungen über die Chromosomenzahlen bei asiatischen Pyrus-Arten. // Cytologia. 1933. Vol. 4, N 2. S. 182—188. — *Index* to plant chromosome numbers / Ed. Goldblatt P. Missouri Bot. Gard., 1981. Vol. 5. 553 p.; 1984. Vol. 8. 427 p.; 1988. Vol. 23. 264 p. — *Pu F. S., Lin S. H., Song W. Q.* et al. Studies on karyotypes of *Pyrus* in China (I) // Wuhan Bot. Res. 1985. Vol. 3, N 4. P. 381—387. — *Uhlik J.* The cytological evolution of some pear-sorts // Biol. Plantarum (Praha). 1961. Vol. 3, N 3. P. 205—214. — *Zielinski Q. B., Thompson M. M.* Speciation in *Pyrus* (choromosome numbers and meiotic behaviour) // Bot. Gaz. 1968. Vol. 128, N 2. P. 109—112.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 XI 1989.

УДК 582.998(571.6)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

Д. Д. Басаргин

О ДАЛЬНЕВОСТОЧНОМ ЭНДЕМИЧНОМ ВИДЕ *SAUSSUREA SPLENDIDA (ASTERACEAE)*: ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, АРЕАЛ, ВОПРОСЫ ОХРАНЫ

D. D. BASARGIN. ON AN ENDEMIC SPECIES *SAUSSUREA SPLENDIDA (ASTERACEAE)* FROM THE SOVIET FAR EAST: VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL FEATURES, DISTRIBUTION, PROTECTION

Дальневосточный эндемичный вид *Saussurea splendida* имеет ограниченный ареал, охватывающий восточные отроги Малого Хингана (юго-западная часть Хабаровского края). Указывается новое местонахождение вида и приводятся данные о непрерывной изменчивости карпологических признаков растений по результатам анализа двух репрезентативных выборок. Предлагаются необходимые меры сохранения генофонда редкого эндемика.

Saussurea splendida Kom. в системе рода *Saussurea* DC. относится к подроду *Saussurea*, секции *Saussurea*, подсекции *Cordifoliae* Lipsch. (Липшиц, 1979). С. Ю. Липшиц отмечал (1962:444): «В. Л. Комаров не сравнивает своего вида с каким-либо другим. На мой взгляд, *S. splendida* Kom. входит в группу соссюрей с двуцветными листьями и должна быть выделена в ней в самостоятельный ряд. . .». При сравнении диагностических признаков Липшиц замечает, что *S. splendida* обладает чертами сходства с *S. controversa* DC. Однако, по нашему мнению, подобное сравнение едва ли может быть объективным в рамках соответствующих таксономических интерпретаций, поскольку рассматриваемый вид обнаруживает сходство с другими видами по целому ряду фенотипических признаков различной значимости.

Специальных исследований соссюреи блестящей ранее не проводилось. Нашей задачей было изучение этого вида в целях обобщения накопленной «сырой» информации, тех свежих материалов, которые оказались в нашем распоряжении. В числе первостепенных стоит вопрос об ареале вида. Некоторая неясность в этом вопросе пока сохраняется, так как в настоящее время не представляется возможным дать окончательную ареалогическую характеристику вида из-за недостаточности материалов. По литературным сведениям, местонахождения растений *S. splendida* ограничиваются указанием двух пунктов в Хабаровском крае: окр. с. Помпеевка Октябрьского р-на и с. Сутара (включая лектотип) Облученского р-на (Харкевич, Качура, 1981). В гербариях СССР имеется всего лишь несколько экземпляров, которые считаем нужным указать. Хабаровский край: Облученский р-н, бассейн р. Сутара, Константиновский прииск, крутой склон стрелки на правом берегу Константиновского ручья, 12 и 15 IX 1926, Е. Селиванова, Е. Серпухов (LE); долина р. Помпеевка (Амур), 27 VIII 1927, Д. П. Воробьев (МНА); Облученский р-н, окр. ж.-д. ст. Лондоко (долина р. Бира), 5 VIII 1960, Г. Э. Куренцова (МНА); Облученский р-н, долина р. Бира, окр. ж.-д. ст. Будукан, 30 VII 1968, М. Г. Пименов (LE, 4 экз.); Облученский р-н, окр. ж.-д. ст. Известковый Завод, каменистый склон возле известкового карьера, № 349, 10 VIII 1973, А. И. Шретер (MOSM). Таким образом, по гербарным материалам к началу 1986 г. были известны достоверные образцы *S. splendida* из 5 местонахождений.

Осенью 1986 г. нами были проведены полевые экспедиционные исследования в Хабаровском крае с целью поиска растений *S. splendida* в других местах. Новая субпопуляция *S. splendida* была обнаружена 5 и 6 IX 1986 г. в долине р. Бира (левобережье) между населенными пунктами Биракан и Теплое Озеро. В результате стало известно в настоящее время 6 местонахождений, 5 из них в Облученском р-не. Согласно вот этим пока неполным сведениям эндемичный вид *S. splendida* имеет весьма ограниченный ареал, вся популяция вида

локализована в пределах небольшой территории восточных отрогов Малого Хингана. Вероятно, и на сопредельной китайской территории, прилегающей к Малому Хингану, участок ареала вида незначителен. В сводке M. Kitagawa (1979) нет сведений о наличии *S. splendida* во флоре северо-востока Китая.

Своеобразны черты экологии рассматриваемого вида. Растения бираканско-теплоозерской субпопуляции произрастают на опушках лиственного леса и на закустаренных участках сырых луговин, примыкающих к подножию горного массива с выходами известняков. Гербарные материалы свидетельствуют, что растения *S. splendida* обладают способностью произрастать и на скалистых склонах с лесной растительностью. Специфическая приуроченность растений показывает, что вид *S. splendida* относится к кальцефилам, его экотопы связаны с горными породами, содержащими карбонаты даже в незначительном количестве. Эдафотопы растений характеризуются сравнительно развитым гумусовым слоем, в избытке обеспеченным влагой, т. е. это характерные условия для гигромезофитов. В целом экониша вида характеризуется 4 основными факторами: близостью горных пород с содержанием карбонатов, развитым гумусовым плодородным слоем, значительной степенью увлажненности почвы, разреженностью древесно-кустарниковой растительности.

Выше уже было указано на то, что непросто сравнить вид *S. splendida* по экоморфологическим признакам с каким-либо другим видом секции *Saussurea* по линии близкородственных таксономических отношений. Для такого сравнения необходимы основательные фактические данные. В аспекте затрагиваемого вопроса нами проведено специальное изучение фенотипического разнообразия вида. Прежде всего in situ обратили внимание на варьирование высоты и общего габитуса растений. Согласно имеющимся сведениям (Липшиц, 1962), высота растений варьирует в пределах 90—120 см. Полевые же наблюдения показали, что этот предел гораздо шире, а именно 60—150 см. На открытых участках лесных опушек преобладают низкорослые (60—100 см), а среди кустарников — высокорослые растения (90—150 см). По размерам пластинок листья у *S. splendida* самые крупные, какие не встречаются ни у одного вида дальневосточных соссюрей. По литературным данным (Липшиц, 1962), листовые пластинки имеют длину до 16 см, ширину — до 11 см. По результатам наших измерений получены максимальные показатели: длина — 24 см, ширина — 16 см. Обнаруживается определенная корреляция между высотой растений и размерами листовых пластинок. Как правило, у крупностебельных растений листья наибольших размеров в сравнении с таковыми у коротко- и тонкостебельных экземпляров.

Наблюдения in situ мы дополнили изучением изменчивости количественных признаков генеративной сферы. Анализировали непрерывную изменчивость карпологических А—Р-признаков как генофенетических маркеров (варьирование линейных параметров А-семянок и Р-хохолков). При этом у хохолков измеряли только длинноперистые, ржавоокрашенные у основания внутренние щетинки. Длина внутренних щетинок у всех видов *Saussurea* всегда превосходит длину семянки. Сбор зрелых семянок проводили в период массовой диссеминации (начало октября). В процессе отбора материала для составления репрезентативных выборок выбраковывали семянки, пораженные насекомыми-вредителями или явно недоразвитые. Изучение непрерывной изменчивости карпологических А—Р-признаков *S. splendida* проведено по той же методической схеме, которая была применена при исследовании *S. pulchella* (Fisch.) Fisch. (Басаргин, 1988). Объектом изучения были выделенные нами в составе локальных фитоценозов две фенетические группы растений бираканско-теплоозерской субпопуляции *S. splendida*: группа I — растения открытой части опушек и группа II — периферийной части опушек, произрастающие на участках редколесья и среди кустарниковых зарослей на разнотравных лужайках. Из этих групп были взяты две большие выборки (объем каждой выборки N=500 семянок). Для

ТАБЛИЦА 1

Параметры непрерывной изменчивости А—Р-признаков (линейных размеров, мм) двух фенетических групп *Saussurea splendida*

А-морфы	Р-морфы							n_1, n_2	n_0
		7	8	9	10	11	12		
	—	—	12	59	45	1	—	117	214
4	1	1	9	25	61	—	—	97	
	—	—	13	178	125	9	—	325	654
5	7	18	45	184	63	10	2	329	
	—	—	1	4	26	26	1	58	132
	—	1	5	14	39	12	3	74	
n_1	—	—	26	241	196	36	1	N_1=500	
n_2	8	20	59	223	163	22	5	N_2=500	
n_0	8	20	85	464 ·	359	58	6	N_0=1000	

Примечание. В графах показатели частот морф: верхние цифры — группа I, нижние цифры — группа II; n_1 и n_2 — численности m-морф соответствующего класса; n_0 — суммарная численность морф по двум выборкам N_1 и N_2, $N_1+N_2=N_0$.

выявления полного фенотипического разнообразия нужны именно большие выборки, так как частоты некоторых фенотипов (морф) характеризуются иногда очень малыми показателями, поэтому в этих случаях низка вероятность обнаружения низкочастотных фенотипов в выборках малого объема. Иными словами, малообъемные выборки в вероятностном отношении характеризуются недостаточной репрезентативностью (Михалевич, 1985).

Ниже приводится матрица-дескриптор распределения в статистической совокупности А↔Р-морф в соответствии с показателями их абсолютных частот (в пределах соответствующих линейных параметров) (табл. 1). В приводимых статистических распределениях две переменные величины (А, Р) имеют показатели частоты при ширине разрядов $\Delta A=1$ мм и $\Delta P=1$ мм. Следуя Н. И. Лариной (1985), мы различаем фенетические и фенотипические элементы структур популяций. В приводимой матрице (табл. 1) двух разных фенетических групп каждая цифра показывает частоту или численность соответствующих m-морф группы. Количественное разнообразие фенотипического проявления любых признаков приводит к необходимости изучения их непрерывной изменчивости. Здесь немаловажно иметь в виду, что степень дискретности классических фенов часто переоценивается (Ростова, 1985). Кроме того, необходимо учитывать, что непрерывная изменчивость является, с точки зрения генетики, гораздо более сложной функциональной системой экспрессии признаков в сравнении с изменчивостью качественных (дискретных) признаков. Закономерности наследования количественных признаков не являются адекватным отражением флуктуирующего воздействия экологических факторов на популяцию.

Модальные варианты составляют А—Р-морфы, пределы варьирования которых соответственно 4—5 и 9—10 мм, что показательно для большинства изученных нами видов *Saussurea*. Общий предел варьирования Р-признака соответствует таковому многих видов, подобная же картина характерна и для А-признака, что свидетельствует об его бо́льшей консервативности в изменчивости. Численность в выборках А-морф в пределах 3—4—5 мм составляет 86.8 %, а Р-морф в пределах 9—10—11 мм — 82.3 %.

Меры внутрипопуляционного разнообразия μ по А-, Р- и А↔Р-признакам, а также r-сходство групп I и II субпопуляции *S. splendida* находили по Животовскому (Басаргин, 1988), что показано в табл. 2.

По табличным данным видно, что показатель μ для А-морф отражает гораздо более меньшую величину в сравнении с таковой для Р-морф. Значительная

ТАБЛИЦА 2

Меры μ разнообразия А—Р-признаков и сходство групп I и II субпопуляции *Saussurea splendida*

Группы	Морфы			r-сходство
	A	P	A↔P	
I	2.66	3.42	8.12	—
II	2.66	4.88	11.35	—
I—II	2.66	4.49	10.50	0.93

«консервативность» А-признака у вида является генетической особенностью, устоявшейся в процессе эволюции. Наиболее вероятно, что вид *S. splendida* относится к числу древних представителей подрода *Saussurea.* В противоположность А-признаку Р-признак характеризуется сравнительно высокой лабильностью, однако его максимальный показатель μ не превышает верхний предел других видов. Максимальным показателем μ Р-признака отличаются растения группы II. Как выше показано (табл. 2), у *S. splendida* наблюдается значительная диспропорция в показателях μ А↔Р-признаков. Получается, что те растения, которые оказываются не на открытых участках опушки леса, а «прижимаются» к ее краям, т. е. входят в древесно-кустарниковые ассоциации, обладают наибольшей экспрессией адаптивного разнообразия линейных размеров хохолков и соответственно соотношений А:Р. Не исключено, что это свойство растений как-то влияет на анемохорию. Возможно, более высокий уровень разнообразия Р-признака в какой-то степени способствует выносу созревших семянок воздушными потоками с участков, занятых древесно-кустарниковой растительностью.

Общим пределом варьирования отношений А:Р является 0.30—0.70, что не превышает таковой других видов. К основному пределу варьирования 0.30—0.50 относится около 75 % *m*-морф. Анализ основного предела варьирования позволяет теоретически сконструировать упрощенную модель генетического равновесия исследуемой популяции *S. splendida.* Это равновесие можно описать с помощью известного правила Харди—Вайнберга ($p^2+2pq+q^2=1$). По основному пределу варьирования *S. splendida* также вписывается в совокупность других изученных видов рода *Saussurea.* Модальным отношением является А:Р=4:9 (36.2 %). В принципе А—Р-система по своей природе является конкордантной, но на примере *S. splendida* видно, что мера разнообразия μ Р-морф варьирует в немалой степени независимо от стабильного показателя μ А-морф (μ=2.66, табл. 2). Внутривидовые группы I и II слабо отличаются друг от друга (*r*=0.93).

В заключение следует отметить, что узкоэндемичный вид *S. splendida* по показателям изменчивости А-признака характеризуется высокой степенью гомоморфности, гетерокарпия выражена слабо. Для изменчивости же Р-признака характерен повышенный уровень показателей, что несомненно играет положительную роль в сохранении жизнеспособности популяции в реальных условиях функционирующей экосистемы.

В настоящее время возросла необходимость принятия рациональных мер по сохранению гено- и фенофонда *S. splendida*, так как усиливаются тенденции уменьшения численности популяции вида. Антропогенные факторы оказывают двоякое влияние на популяцию *S. splendida.* С одной стороны, осветление лесистых участков рубками ухода, проведение других различных мероприятий на них, образование лесных опушек, олуговение территории способствуют расселению растений, росту численности популяции на новых участках нарушенных фитоценозов. С другой стороны, частые палы (лесные пожары), окультуривание покосных угодий, изъятие отдельных участков территории для различных хозяйственных целей и другие негативные формы воздействия на популяцию сокращают ее численность, разрушают среду обитания.

В соответствии с классификацией, рекомендованной Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов и принятой в «Красной книге. . .» (1975), вид *S. splendida* отнесен к категории 2 (Харкевич, Качура, 1981). Раритетность этого вида не оспаривается, но в рамках научной корректности допустима несколько успокоительная оговорка: пока нет прямой угрозы быстрого исчезновения вида, так как выживание и устойчивость его популяции обеспечивается сравнительно высокой репродуктивной способностью растений.

Природоохранные меры в отношении *S. splendida*, как показывают результаты полевых обследований состояния популяции, должны включать следующие мероприятия. 1. Организация заказника с включением в него участков произрастания долинных растений соссюреи (например, выделение резервата в долине р. Бира на участке Биракан—Теплое Озеро). 2. Организация заказника в долине р. Сутара (правый приток Биры) для группы растений, произрастающих на скалистых склонах. Такое предложение мотивируется тем, что важно сохранить популяцию как гетерогенную систему в полном объеме ее фенофонда (полное разнообразие экоморфотипов). Экоморфологическая дифференциация структуры популяции такого узкого эндема, каким является *S. splendida*, в теоретическом аспекте представляет немаловажный интерес. 3. Проведение специальных мер по искусственной диссеминации в сходных естественных экосистемах (горные массивы с выходами известняков). 4. Интродукция растений в ботанические сады.

Рациональное осуществление перечисленных выше мер может послужить эффективным средством сохранения уникального эндемичного вида.

Собранные нами гербарные материалы *S. splendida* хранятся в гербарии лаборатории хемосистематики высших растений Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО АН СССР. Гербарные образцы этого вида переданы Региональному гербарию VLA (Биолого-почвенный ин-т ДВО АН СССР).

Образцы семенного материала (зрелые семянки) *S. splendida* переданы Главному ботаническому саду АН СССР (Москва), Ботаническому институту им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Республиканскому ботаническому саду АН БССР (Минск), Центральному Сибирскому ботаническому саду Сибирского отделения АН СССР (Новосибирск) и Ботаническому саду Дальневосточного отделения АН СССР (Владивосток). Наряду с этим, нами продолжаются наблюдения (биомониторинг) за состоянием популяции *S. splendida*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. Изменчивость карпологических признаков *Saussurea pulchella (Asteraceae)* // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 83—89. — *Красная книга:* Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Ред. А. Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1975. 202 с. — *Ларина Н. И.* Изучение динамики и стабильности структуры популяций методами фенетики (состояние и задачи) // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещ. (Саратов, 7—8 февр. 1985 г.). М., 1985. С. 19—21. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 27. С. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Михалевич О. А.* Фенотипическое разнообразие: способы его определения и сравнений // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюз. совещ. (Саратов, 7—8 февр. 1985 г.). М., 1985. С. 27—29. — *Ростова Н. С.* Значение признаков-маркеров и количественых показателей в исследовании структуры природных популяций // Там же. С. 37—38. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 231 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: Cramer, 1979. 715 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 18 V 1988.

УДК 581.9 © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

Н. И. Орлова

СХЕМА ФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

N. I. ORLOVA. THE SCHEME OF FLORISTIC SUBDIVISION OF THE VOLOGDA REGION

На основании полной инвентаризации флоры области и анализа ареалов значительного числа видов предпринята первая попытка флористического районирования Вологодской обл. в современных ее границах. На территории области выделено 7 флористических районов, каждый из которых характеризуется с точки зрения своеобразия его флоры.

Первые попытки флористического районирования Вологодской обл. были сделаны И. А. Перфильевым в 1934 г. Предложенное им районирование северного края коснулось в том числе и значительной части территории Вологодской обл. По его данным, область в границах до 1937 г. расположена в 2 флористических районах: средне-бореальном и южно-бореальном. Средне-бореальный район имеет северную границу вне пределов области. Южная граница его в пределах области совпадает с северной границей распространения липы и вяза. Западная граница данного района проходит немного западнее озер Кубенского и Воже. Южно-бореальный флористический район занимает узкую полосу на юге области. Северная граница его тянется от северного побережья оз. Кубенского почти к истокам р. Леденги, затем поднимается к нижнему течению р. Юг, южнее устья р. Лузы, и далее выходит за пределы области. Западная граница его расположена несколько западнее оз. Кубенского.

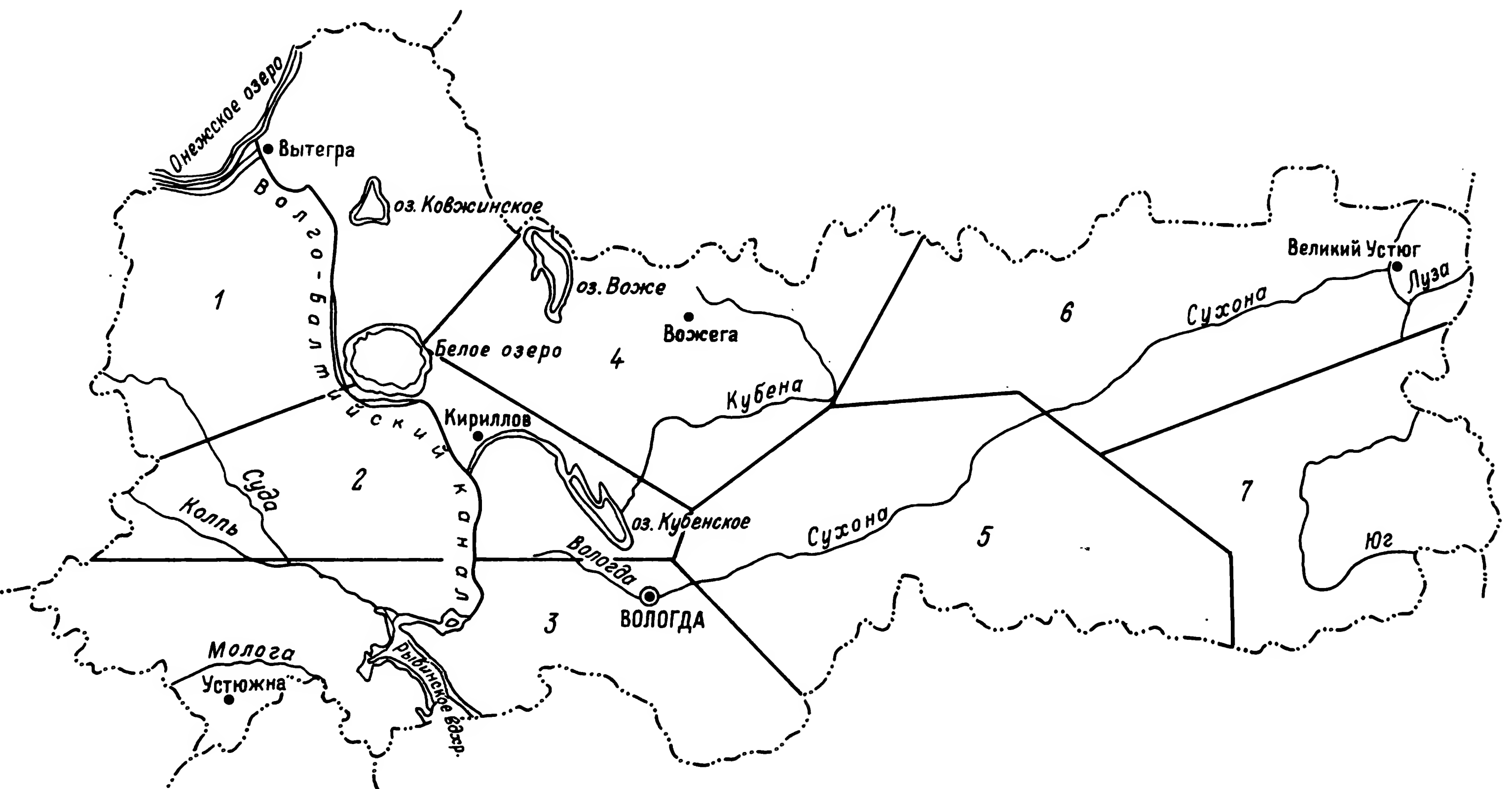
Для южно-бореального района Перфильев перечисляет 17 видов растений, которые отсутствуют в других районах или единично встречаются в южной части средне-бореального района. Подобного списка характерных видов для средне-бореального района он не приводит, ограничиваясь указанием на то, что южный предел этого района проходит севернее границы рассеянного или единичного распространения *Tilia cordata* Mill. (*T. parviflora* Ehrh.) и *Ulmus glabra* Huds.

Изучение общего таксономического состава флоры современной Вологодской обл. и анализ ареалов более 100 видов, имеющих свои пределы на ее территории или являющихся редкими для нее, позволили в общих чертах наметить границы флористических районов. При этом все виды, использованные нами при описании флоры отдельных флористических районов, имеют характеристику, содержащую указание на их зональную принадлежность и общий современный ареал.

На картосхеме (см. рисунок) показаны границы флористических районов, которые несомненно могут в какой-то степени уточняться по мере дальнейшего исследования флоры.

1. Вытегорско-Андомский р-н. Восточная граница совпадает с восточной границей более или менее сплошного ареала гипоаркто-бореального вида *Cystopteris montana* (Lam.) Desv. На севере и западе он простирается до административных границ области. Южный его предел примерно совпадает с южной границей распространения гипоаркто-бореального вида *Cystopteris montana* (Lam.) Desv.

Северная часть района более богата еловыми лесами, занимающими наиболее влажные местообитания. Они образованы *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb. и их гибридами. *Picea obovata* чаще встречается на севере района. Достаточно широко распространена *Pinus sylvestris* L., произрастающая обычно на песчаных террасах и дюнах в долинах крупных рек и на побережье озер. *Larix sibirica* Ledeb. встречается очень редко в смеси с елью и отчасти с сосной. На северо-востоке района расположено самое западное естественное ее местонахождение, достаточно изолированное от общего ареала. Южные и центральные части района наиболее заболоченные. Верховые болота чаще облесены сосной,



Картосхема флористических районов Вологодской обл.

Флористические районы: *1* — Вытегорско-Андомский, *2* — Шекснинско-Судский, *3* — Молого-Вологодский, *4* — Вожегодско-Кубенский, *5* — Верхнесухонский, *6* — Нижнесухонский, *7* — Югский. *Сплошная линия* — граница флористических районов.

низинные и переходные — елью. Отметим также, что территория района является границей, далее которой не проникают на запад сибирский вид *Atragene sibirica* L. и на север циркумбореальный *Hypopitys monotropa* Crantz и неморальный европейский вид *Chaerophyllum aromaticum* L.

Флора этого района приобретает несколько гипоаркто-бореальный характер, что определяется присутствием в ее составе арктического вида *Rumex graminifolius* Lamb., аркто-бореального — *Lathyrus pilosus* Cham. и гипоарктических видов *Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Equisetum variegatum* Schleich ex Web. et Mohr, *Leymus arenarius* (L.) Hochst., *Juncus balticus* Willd., достигающих крайне южного своего распространения и известных из единственных изолированных местонахождений в области.

Представители бореального высокотравья, в том числе *Delphinium elatum* L. (вид евросибирского распространения), заметно редеют к северу и достигают на севере района практически своей северной границы. В свою очередь амфиатлантический вид *Lobelia dortmanna* L. и атлантический *Lathyrus maritimus* Biegl. не проникают на северо-восток и восток далее территории данного района. Кроме того, на песчаных берегах и прибрежных дюнах Онежского озера представлен своеобразный комплекс псаммофильных бореальных видов, свойственных только данному району. В него входят *Festuca sabulosa* (Anderss.) Lindb. fil. — вид средне-восточноевропейского распространения, *Calamagrostis meinshausenii* (Tzvel.) Vilj. — вид среднеевропейского распространения и *Dianthus arenarius* L. s. str. — вид северо-западного восточноевропейского распространения.

Неморальные виды почти исчезают из состава флоры района или находятся на пределе своего распространения на север. К примеру, *Asarum europaeum* L. встречается здесь редко и практически достигает северо-восточной границы распространения. *Ulmus glabra* также находится на северном рубеже. Он встречается еще только в сопредельных районах Карелии — редко, а также на юге Архангельской обл. — единично. В юго-западной части района, где имеются обнажения карботных пород, представлены виды травянистых растений, которые в других флористических районах не обнаружены. Такие виды иногда называют дифференциальными, т. е. свойственными только данному району. К ним относятся *Geranium robertianum* L. — вид евразиатского распространения и *Ophrys insectifera* L. — европейский вид. В северо-восточной части района находится единственное, изолированное от общего ареала местонахождение неморального южного европейского вида *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop.

2. Шекснинско-Судский р-н. На севере он примыкает к Вытегорско-Андомскому р-ну, на западе ограничен пределами области, на юге его граница примерно соответствует северной границе распространения дуба и южной — гипоарктического вида *Saussurea alpina* (L.) DC., на северо-востоке его граница примерно совпадает с южной границей ареала *Polygonum viviparum* и северной — *Hypopitys monotropa.*

Территория этого района является одной из наиболее заболоченных в области. Преобладают главным образом верховые болота, чаще открытые, но встречаются и облесенные сосной. Сосна вообще является здесь одной из основных лесообразующих пород. Еловые леса состоят из *Picea abies* и ее гибридов с *P. obovata.* Они произрастают преимущественно на дренированных почвах в основном на склонах возвышенностей и коренных берегов рек. Широколиственные древесные породы встречаются в травяных еловых лесах по большей части на карбонатных почвах. *Quercus robur* L. в современной флоре района не представлен, хотя в прошлом он заходил в его южную часть, так как известны залежи мореного дуба на р. Колпь (Садоков, 1957). *Tilia cordata, Acer platanoides* L. и *Ulmus glabra* в виде отдельных экземпляров кустарников или небольших деревцев известны во флоре района, однако в зимний период они часто

обмерзают и, как правило, редко плодоносят. Дальше всех проникает на север клен, он достигает на востоке северной границы района.

Общий состав видов травянистых растений этого района также подтверждает бореальный характер его флоры. Среди обычно широко распространенных бореальных растений имеются и такие, как *Leontodon danubialis* Jacq. — вид европейского распространения, *Isoëtes lacustris* L. — западносибирско-европейско-североамериканский и неморально-бореальный амфиатлантический — *Diphasiastrum tristachyum* (Pursh) Holub, которые имеют в данном районе изолированные от общего ареала северные и восточные единственные в области местонахождения. Примерно в средней части проходит северо-восточная граница амфиатлантического вида *Lobelia dortmanna.* Сибирские виды, к примеру *Atragene sibirica*, произрастают в основном в восточной половине района. Что касается неморальных видов, то в юго-восточной части района проходит северная граница ареала европейского вида *Galeobdolon luteum* Huds. Кроме того, европейский вид *Swertia perennis* L. и бореально-неморальный циркумполярный *Scirpus tabernaemontani* C. C. Gmel. имеют на западе района самые восточные и северные изолированные местонахождения в пределах области. Лесостепной вид *Sedum maximum* (L.) Hoffm. близ западных границ района достигает северного предела распространения, находясь в изолированном местонахождении.

3. Молого-Вологодский р-н. С запада и юга район ограничен административными границами области. Северным его пределом является южная граница Шекснинско-Судского флористического района. Восточная его граница совпадает с восточным пределом ареала *Galeobdolon luteum.* По сравнению с другими районами площадь его очень мало заболочена и в связи с этим большая ее часть окультурена.

Флоре этого района свойственна заметная примесь неморальных видов, представленных в южной части бореальной зоны. Еловые леса чаще с примесью осины и березы, во втором ярусе которых нередко встречаются *Quercus robur* L., *Ulmus glabra* и *U. laevis* Pall., *Acer platanoides* L., *Corylus avellana* L. и в недалеком прошлом *Fraxinus excelsior* L., представлены отдельными массивами. Изредка в пойме р. Мологи можно еще обнаружить небольшие участки чистых дубовых насаждений. Вязовые леса сохранились в устье р. Вологды, где вяз достигает 16—18 м выс. при среднем диаметре ствола 32 см и составляет 70 % от общего древостоя (Бобровский, 1957).

Среди травянистых растений особое внимание привлекают бореальные, неморальные и отчасти степные виды, которые придают своеобразие флоре района. Виды эти в большинстве своем приурочены к южной части района, встречаются редко или имеют изолированные единичные местонахождения и вне пределов района в области неизвестны. Из числа бореальных видов с этой точки зрения представляют интерес псаммофильный евро-сибирский вид *Herniaria glabra* L., европейские — *Hypochoeris radiata* L. и *Alchemilla propinqua* Lindb. fil. ex Juz., восточноевропейский — *Lotus zhegulensis* Klok. и средне-восточноевропейский — *Dianthus borussicus* (Vierh.) Juz. Бореальный восточноевропейский вид *Thalictrum lucidum* L., неморально-бореальные — *Primula macrocalyx* Bunge, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla и *Carex bohemica* Schreb. составляют другую группу характерных видов этого района. Неморальные виды представлены в основном европейскими растениями. К ним относятся *Primula veris* L., *Lunaria rediviva* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Gagea erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil., *Allium oleraceum* L. *Epilobium tetragonum* L. является пока единственным евразиатским представителем в этой группе. Исключение здесь составляют *Hepatica nobilis* L. и *Corylus avellana*, северная граница распространения которых расположена в данном районе, но единично они встречаются и севернее, в Шекснинско-Судском флористическом районе. В состав флоры района входят, кроме того, бореально-степные виды *Koeleria glauca* (Spreng) DC. и *Festuca*

macutrensis Zapał. Отметим также, что этот район является в определенной степени рубежом для распространения на восток неморально-бореального почти циркумполярного вида *Lycopodiella inundata* (L.) Holub.

4. Вожегодско-Кубенский р-н. Западной его границей является граница с Вытегорско-Андомским р-ном, северную границу составляет граница области. На востоке от Верховожья до Сямжи граница пролегает параллельно границе ареала *Polygonum viviparum*. От Сямжи она направляется на юг вдоль пределов ареалов видов *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Polygala comosa* Schkuhr, *Atragene sibirica* и севернее г.Сокол начинается его граница с Шекснинско-Судским флористическим районом.

Общий состав флоры определяет гипоарктобореальный ее характер с примесью сибирских видов преимущественно в восточной части района.

Хвойные леса, которые в значительной степени сведены, образованы елью и в меньшей степени сосной. В западной половине района преобладает *Picea abies* и ее гибриды с *P. obovata*. В восточной половине главной лесообразующей породой еловых лесов становится *P. obovata*, к которой в значительной мере примешивается *Abies sibirica* Ledeb. — вид восточноевропейско-сибирского распространения.

Западные части района заболочены, особенно в окрестностях оз. Воже. Верховые болота облесены сосной, возраст которой достигает иногда 300—400 лет (Бобровский, 1957). Она распространена также и на песчаных почвах холмов и других повышенных участках рельефа. Однообразие рельефа и почв (Бутузова, 1957) западной части района определило и незначительное разнообразие его флористического состава.

Гипоарктобореальный характер флоре района придает видовой состав травянистых растений. Здесь находятся самые южные (в северной — приарктической — части ареала) местонахождения арктоальпийского вида северного полушария *Poa alpina* L. Восточнее оз. Воже и западнее г. Сямжа проходит юго-восточная граница в европейской части СССР гипоарктоальпийского евразиатского вида *Saussurea alpina* (L.) DC. Восточнее оз. Воже на севере района находятся, очевидно, крайние юго-восточные местонахождения гипоарктического вида северного полушария *Selaginella selaginoides*. В восточной части района становится заметным присутствие восточноевропейско-сибирских и в основном сибирских видов. К числу первых относится уже упомянутая *Abies sibirica*, вторые представлены бореальными видами *Cnidium dubium* (Schkuhr) Thell. и *Rubus humulifolius* C. A. Mey. Кроме того, на юге района расположена южная граница *Atragene sibirica*. Промежуточное положение района между Вытегорско-Андомским, Нижнесухонским, Шекснинско-Судским и Верхнесухонским флористическими районами отразилось на составе его флоры. В пределах района известно самое северо-западное местонахождение преимущественно сибирского бореального вида *Swida alba* (L.) Opiz, с одной стороны, и крайне восточное местонахождение южнобореального преимущественно восточно-европейского вида *Jovibarba sobolifera* (Sims) Opiz. Южнобореальный *Orchis militaris* L. достигает здесь своего северного рубежа, хотя изолированное его местонахождение известно севернее в Архангельской обл. в окрестностях г. Каргополя.

5. Верхнесухонский р-н. С запада он примыкает к Молого-Вологодскому и Шекснинско-Судскому районам, на севере граничит с Вожегодско-Кубенским и Нижнесухонским районами. Граница с последним на большем своем протяжении совпадает с пределом ареалов бореального евразиатского вида *Eremogone saxatilis*, бореальных европейских *Polygala comosa* и *Chaerophyllum bulbosum* L. и в основном сибирского — *Atragene sibirica*. Восточная его граница пролегает восточнее г. Тотьма и идет почти параллельно западному рубежу ареала бореального восточноевропейско-азиатского вида *Cacalia hastata* L. и неморально-бореального евразиатского *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce. На юге он ограничен пределами области.

Характерной особенностью этого района является наличие заболоченных территорий, особенно в верхнем течении р. Сухоны (Бобровский, 1972), и окультуренных площадей. В связи с этим леса здесь не представлены большими массивами, а вкраплены среди других типов растительности. Они образованы сосной, *Picea abies* преимущественно на западе, *P. obovata* главным образом на востоке, и гибридами последних. Кроме того, значительные площади заняты вторичными мелколиственными лесами. На склонах коренных берегов рек произрастают еловые, сосновые и сосново-еловые леса обычно с примесью березы, иногда заболоченные. В их древостое встречаются дуб, липа, вяз и разнообразный по видовому составу кустарниковый ярус. В его состав входят виды бореальные: евразиатские *Padus avium* Mill., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Ribes nigrum* L.; еврозападно-сибирский *Rosa majalis* Herrm., почти циркумбореальный *R. acicularis* Lindl. и неморальный евразиатский *Viburnum opulus* L.

Этот район, как и предшествующий, тоже занимает промежуточное положение между другими районами, однако характер его флоры иной. Она близка к флоре Молого-Вологодского флористического района по наличию в ней неморальных видов южной части бореальной зоны, однако отличается заметной примесью сибирских видов, отсутствующих во флоре последнего (например, *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub и *Cacalia hastata* L.). На северо-востоке находится единственное местонахождение в области лесо-степного евросибирского вида *Silene chlorantha* (Willd.) Ehrh. С другой стороны, на северо-западе в границах данного флористического района находится часть общего ареала арктоальпийского и гипоарктического вида *Polygonum viviparum* L., совершенно не характерного Молого-Вологодскому р-ну. В то же время близ западной границы района проходит восточная граница неморальных европейских видов *Nymphaea alba* L. и *Galeobdolon luteum* Huds., характерных для Молого-Вологодского флористического района и отсутствующих в Верхнесухонском р-не.

6. Нижнесухонский р-н. Северной и восточной границей района является административная граница области. С запада он примыкает к Вожегодско-Кубенскому р-ну. На юге в западной части его граница совпадает с северной границей распространения *Polygala comosa* Schkuhr и южной — *Atragene sibirica.* Кроме того, она близка к северным пределам в основном сплошного распространения *Eremogone saxatilis* и *Chaerophyllum bulbosum.*

Хвойные леса образованы *Picea obovata* с примесью *Abies sibirica.* Сосновые леса занимают участки с песчаными почвами или являются в большей части вторичными (Бобровский, 1957). Северо-западная часть района заболочена. Наиболее распространены переходные болота, облесенные елью и сосной, хотя значительные площади заняты верховыми болотами.

Общий состав флоры подтверждает бореальный ее характер с большой примесью видов сибирского и евразиатского распространения.

Богатство и своеобразие видового состава флоры района можно, по-видимому, объяснить присутствием обогащенных карбонатами почв вдоль берегов р. Сухоны примерно до г. Тотьмы. Именно вдоль этой реки от г. Тотьмы до г. Великий Устюг пролегают границы ареалов или единственные местонахождения отдельных видов. Эта очень пестрая по составу группа видов, свойственных этому району, состоит из растений разного типа распространения. Наибольшее число их принадлежит к видам бореальным. Среди них можно различить: европейские — *Agrimonia eupatoria* L. и отчасти *Gentiana cruciata* L., находящиеся на северной границе своего распространения; евразиатские — *Polygonum foliosum* Lindb. fil., *Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht., *Sparganium glomeratum* Laest. ex Beurl., *Cypripedium guttatum* Sw., *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng., *Thymus talijevii* Klok. et Shost.; евросибирские — *Senecio fluviatilis* Wallr. (северная граница) и сибирские — *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub, *Pleurospermum uralense* Hoffm., *Salix pyrolifolia* Ledeb. Южнобореальные растения представлены евразиатским видом *Anemone sylvestris* L. и евросибир-

ским — *Crepis praemorsa* (L.) Tausch. Неморально-бореальные европейские растения в этой группе ограничены видом *Onobrchis arenaria* (Kit.) DC. Сюда же входит несколько видов степных восточноевропейско-сибирских — *Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. ex Lipsch., *Oxytropis ambigua* (Pall.) DC. и сибирский — *Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb.

7. Югский р-н. На севере этот район граничит с Нижнесухонским р-ном, а в юго-восточной части ограничен пределами области. На западе он примыкает к Верхнесухонскому р-ну и граница его здесь совпадает с восточным пределом неморально-бореального евразиатского вида *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce и западным рубежом бореального восточноевропейско-азиатского вида *Cacalia hastata.*

Флора района представляет собою комплекс, образованный смесью видов в основном бореальных, отчасти гипоарктических, неморально-бореальных, частично неморальных и бореально-степных, имеющих разные типы распространения. На этом основании ее можно рассматривать как бореальную, в которой значительную роль играют сибирские виды. К числу бореальных сибирских видов относятся *Larix sibirica, Abies sibirica, Spiraea media* Franz Schmidt, *Atragene sibirica*, в основном сибирский вид *Salix pyrolifolia* Ledeb. и *Corydalis capnoides* (L.) Pers. — восточноевропейско-азиатский вид. Гипоарктическим видом во флоре района является восточноевропейско-сибирский вид *Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) Toman. Неморальные виды представлены европейскими древесными породами, такими как *Tilia cordata* и *Ulmus laevis*, которые произрастают иногда в еловых травяных лесах.

Среди тех видов, которые известны только в этом районе, следует указать неморально-бореальный европейский и восточносибирский вид *Veronica urticifolia* Jacq. и бореально-степной евросибирский вид *Koeleria delavignei* Czern. et Domin.

При сравнении картосхемы флористических районов и геоботанических округов (Бобровский, 1957; Абрамова и Козлова, 1964) в северной половине области в среднетаежной зоне (Исаченко, 1980) практически совпадают границы только Нижнесухонского флористического района и Сухонско-Северодвинского геоботанического округа, в смысле Р. В. Бобровского (1957), и совершенно не наблюдается аналогий с геоботаническими округами, выделяемыми Абрамовой и Козловой. Нижнесухонский флористический район включает в себя 3 геоботанических округа Абрамовой и Козловой (Тонрогско-Нижнесухонский, Усть-Двинско-Сухонский, Тотемско-Кулойский). Определенное сходство в положении границ этого района наблюдается и при сравнении его с почвенно-геоморфологическими районами, установленными для Вологодской обл. О. В. Бутузовой (1957). Он полностью вписывается в границы почвенно-геоморфологического района «Присухонская равнина».

В подзоне южной тайги или в южнотаежной зоне (Исаченко, 1980), т. е. в южной половине области, наблюдается большая близость границ 2 флористических районов — Верхнесухонского и Югского — и соответственно Бабушкинско-Никольского и Кубено-Верхнесухонского геоботанических округов, по Бобровскому. Некоторое сходство в положении границ Югского флористического района имеется с Илезо-Среднеюгским, Рослятино-Никольским и Чухланско-Идским геоботаническими округами, по Абрамовой и Козловой. Очертания Верхнесухонского флористического района почти совпадают с Кубенско-Верхнесухонским геоботаническим округом тех же авторов, за исключением положения его западной границы. Отметим также, что западная граница Верхнесухонского флористического района по положению очень близка к западной границе почвенно-геоморфологических районов «Сухонская впадина» и «Полоса надпойменных террас».

Западный рубеж Югского флористического района проходит по границе геоморфологической области Северные Увалы и геоморфологического района

Рослятинская возвышенность (Соколов, 1957). Северный предел Верхнесухонского флористического района близок к южной границе геоморфологических районов Сямженская впадина, Харовская гряда и Прикубенская впадина, а западная граница этого же района примерно совпадает с восточной границей геоморфологической области Вологодская впадина.

Северо-восточная граница Шекснинско-Судского флористического района проходит вдоль западной границы геоморфологического района «Прикубенская равнина». Северные его рубежи имеют определенное сходство с границей геоморфологической области «Молого-Шекснинская низина».

Западные пределы Вожегодско-Кубенского флористического района и восточные — геоморфологического района «Белозерская равнина» следуют почти параллельно.

В заключение следует заметить, что предлагаемая статья представляет собой пока только первую попытку флористического районирования всей территории Вологодской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. Г., Козлова Г. И. Геоботаническое районирование Вологодской области // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 10. С. 1438—1445. — *Бобровский Р. В.* Растительный покров Вологодской области // Природа Вологодской области. Вологда: Областная книжная редакция, 1957. С. 210—299. — *Бобровский Р. В.* Растительный покров // Природные условия и ресурсы Вологодской области (Сокольский район). Вологда: Изд-во Вологод. гос. пед. ин-та, 1972. С. 135—148. — *Бутузова О. В.* Почвы // Природа Вологодской области. Вологда: Областная книжная редакция, 1957. С. 181—209. — *Исаченко Т. И.* Среднетаежные леса // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 93—96. — *Перфильев И. А.* Флора Северного края. Архангельск: Северное краевое изд-во, 1934. Ч. 1. С. 159. — *Садоков К. А.* Геология и полезные ископаемые // Природа Вологодской области. Вологда: Областная книжная редакция, 1957. С. 58—83. — *Соколов Н. Н.* Рельеф и четвертичные отложения // Там же. С. 58—83.

Ленинградский государственный университет.

Получено 21 IV 1988.

УДК 577.4+630*

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

А. С. Алексеев

АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *PICEA ABIES (PINACEAE)* В УСЛОВИЯХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

A. S. ALEKSEYEV. ANALYSIS OF ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE *PICEA ABIES (PINACEAE)* POPULATION GROWING UNDER ATMOSPHERIC POLLUTION

В работе проводится анализ экологической структуры популяции ели обыкновенной, испытывающей воздействие загрязнения атмосферного воздуха пылью синтетических моющих средств (СМС). Исследована связь экологической структуры популяции с интенсивностью антропогенного фактора. Изучена кинетика взаимодействия экологических групп особей в разных частях популяции, находящихся в зонах с различным уровнем загрязнения. Проанализированы изменения надежности экоструктуры популяции во времени. Произведено обоснование величины предельно допустимого уровня загрязнения территории пылью СМС.

В популяционной биологии под экологической структурой популяции понимают ее расчленение на группы особей, находящихся в специфических взаимосвязях с биотическими и абиотическими факторами среды (Яблоков, 1987). Прежде всего выделяются группировки по питанию, возрастно-половым особенностям, фенологии и по некоторым другим критериям. Такую экологическую структуру популяции можно назвать естественной. В случае антропогенного загрязнения биотопа разной интенсивности в популяциях могут возникать структуры, являющиеся его следствием и представляющие в современных условиях значительный интерес. Популяция распадается на группировки особей,

находящихся в различном состоянии с точки зрения их жизнеспособности; эти группировки связаны друг с другом и с интенсивностью внешнего антропогенного фактора. Анализ экологических структур популяций такого вида необходим для решения ряда практических задач. Среди них важнейшими являются оценка экологических, санитарно-гигиенических и экономических последствий загрязнения окружающей среды, прогноз состояния популяций в зонах с различной интенсивностью загрязнения, определение предельно допустимых уровней загрязнения, т. е. его нормирование.

Анализ экологической структуры производился на примере популяции ели обыкновенной, которая начиная с 1980 г. испытывает систематическое воздействие пылевых выбросов завода синтетических моющих средств (г. Тосно, Ленинградская обл.). Анализируемые на 4 пробных площадях древостои принадлежат II—IV—VI классам возраста, среднеполнотные, с производительностью, соответствующей II классу бонитета, с незначительной примесью березы и осины. С помощью мониторинга снегового покрова (Василенко и др., 1985) определялся уровень загрязнения пылью СМС на каждой пробной площади (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика расположения и уровень загрязнения пробных площадей

№ пробной площади	Расположение относительно источника загрязнения	Расстояние до источника загрязнения, м	Уровень загрязнения, кг/га·год	Число учетных деревьев, шт
1	Сев.-вост.	975	17.2	203
2	Сев.-вост.	1612	8.0	176
3	Юго-зап.	600	6.2	121
4	Сев.-вост.	2775	3.2	132

Существуют широко распространенные методики для оценки жизнеспособности деревьев (Взаимодействие . . ., 1982; Мэннинг, Фёдер, 1985; Алексеев и др., 1986), предполагающие отнесение каждого из них в одну из категорий состояния.

В этой работе мы будем использовать 4-разрядную шкалу категорий состояния деревьев: 1 — здоровые, 2 — ослабленные, 3 — сильно ослабленные, 4 — отмирающие, свежий и старый сухостой. Все учетные деревья на каждой из пробных площадей ежегодно получали оценку по этой шкале в 1981—1985 гг.

Экологическая структура анализируемых насаждений характеризуется величинами $p_i = m_i / N$, где m_i — число деревьев, находящихся в i-й категории состояния, N — общее число учетных деревьев, p_i имеют смысл вероятности того, что деревья в насаждении находятся в состоянии i, $\sum_{i=1} p_i = 1$. Экологическая структура популяции позволяет очень естественно ввести такую ее интегральную оценку, как надежность (Левич, 1976).

В настоящее время исследования надежности функционирования различных биологических объектов и систем представляют большой научный интерес (Гродзинский, 1984; Надежность . . ., 1985), и использование таких представлений для анализа состояния популяций, функционирующих в зонах загрязнения, может оказаться плодотворным. Прежде чем определить величину надежности экологической структуры $R(t)$, введем понятие характеристической функции состояния древостоев $x(i)$:

$$x(i) = \begin{cases} 1 \text{ при } i=1, \\ 0 \text{ при } i=2,\ 3,\ 4, \end{cases}$$

тогда

$$R(t) = \sum_{i=1}^{4} p_i(t)\, x(i)$$

характеризует надежность древостоя и представляет собой вероятность пребывания деревьев в первой (лучшей) категории состояния, соответственно величина $Q(t)=1-R(t)$ есть вероятность «отказов» в нашей системе как вероятность пребывания в худших категориях состояния.

Характеристики экологической структуры популяции и ее надежности представлены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Экологическая структура популяции ели обыкновенной в зонах загрязнения разной интенсивности и ее надежность

№ пробной площади	Годы	p_1	p_2	p_3	p_4	R
1	1981	0.66	0.26	0.04	0.04	0.66
	1982	0.46	0.38	0.04	0.12	0.46
	1983	0.41	0.39	0.07	0.13	0.41
	1984	0.38	0.42	0.07	0.13	0.38
	1985	0.23	0.52	0.09	0.16	0.23
2	1981	0.79	0.17	0.02	0.02	0.79
	1982	0.75	0.19	0.03	0.03	0.75
	1983	0.62	0.28	0.05	0.05	0.62
	1984	0.60	0.28	0.05	0.07	0.60
	1985	0.49	0.31	0.12	0.08	0.49
3	1981	0.80	0.11	0.01	0.08	0.80
	1982	0.50	0.35	0.04	0.11	0.50
	1983	0.30	0.52	0.05	0.13	0.30
	1984	0.12	0.47	0.21	0.20	0.12
	1985	0.05	0.30	0.37	0.28	0.05
4	1981	0.88	0.03	0.01	0.08	0.88
	1982	0.88	0.04	0.00	0.08	0.88
	1983	0.88	0.04	0.00	0.08	0.88
	1984	0.86	0.04	0.02	0.08	0.86
	1985	0.89	0.03	0.00	0.08	0.89

Мы видим, что на всех пробных площадях, кроме 4-й, экологическая структура и надежность древостоев ухудшаются со временем. Есть основания предположить, что падение надежности происходит по экспоненте:

$$R=R_0e^{-\alpha t}, \qquad T_{1/2}=\frac{1}{\alpha}\ln 2,$$

где α — параметр, R_0 — надежность структуры в начальный момент времени, $T_{1/2}$ — время, за которое надежность сокращается в 2 раза. Для проверки этого предположения рассчитывался коэффициент корреляции для линеаризованного уравнения экспоненты, его значимость оценивалась по t-критерию Стьюдента, табличное значение которого при 3 степенях свободы и 95 %-ном уровне существенности равно 3.18 (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Изменение надежности экологической структуры популяции ели обыкновенной во времени

№ пробной площади	Параметры экспоненты		Коэффициент корреляции	Расчетное значение t-критерия	$T_{1/2}$, лет
	α	R_0			
1	0.232	0.66	0.955	5.61	3.0
2	0.100	0.79	0.975	7.65	6.9
3	0.650	0.80	0.988	11.22	1.1
4	0.000	0.88	0.000	0.00	∞

Мы видим, что расчетное значение критерия Стьюдента во всех случаях выше табличного, следовательно, можно считать доказанным экспоненциальное падение надежности экологической структуры популяции во времени. Наиболее быстро такое падение происходит на 3-й пробной площади, медленнее на 1-й и 2-й, на 4-й структура и ее надежность, по данным наблюдений за 5 лет, постоянна. Быстрое разрушение экологической структуры древостоя на 3-й пробной площади объясняется его близким расположением к источнику выбросов (табл. 1), что обусловливает действие на эту часть популяции не только загрязнения, но и ряда дополнительных антропогенных факторов (уплотнение почвы, другие последствия близкого строительства завода), которые по мере удаления от источника загрязнения исчезают.

Для проверки применимости экспоненциальной функции при описании изменений во времени надежности экологической структуры древостоев на разных пробных площадях производилось сравнение по критерию Пирсона (χ^2) расчетных и эмпирических значений этой величины (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Сравнение расчетных и экспериментальных величин надежности экоструктуры популяции

Годы	Пробная площадь 1			Пробная площадь 2			Пробная площадь 3		
	$R^э$	$R^р$	χ_i^2	$R^э$	$R^р$	χ_i^2	$R^э$	$R^р$	χ_i^2
1981	0.66	0.66	0.000	0.79	0.79	0.000	0.80	0.80	0.000
1982	0.46	0.52	0.008	0.75	0.71	0.002	0.50	0.42	0.016
1983	0.41	0.41	0.000	0.62	0.65	0.001	0.30	0.22	0.031
1984	0.38	0.33	0.008	0.60	0.58	0.001	0.12	0.11	0.000
1985	0.23	0.26	0.004	0.49	0.53	0.003	0.05	0.06	0.001
Σ			0.020			0.007			0.048

Табличное значение критерия Пирсона при 2 степенях свободы и 95%-ном уровне значимости равно 5.991, что значительно выше величин, рассчитанных в табл. 4, поэтому различия расчетных и эмпирических значений величин надежности экоструктуры древостоев статистически не значимы и экспонента удовлетворительно описывает падение надежности во времени.

Данные табл. 2 показывают, что экологическая структура популяции не одинакова для ее разных частей, испытывающих разное по интенсивности внешнее воздействие, не стабильна, а изменяется во времени (кроме насаждения на 4-й пробной площади). Эти изменения связаны с взаимодействием частей экологической структуры, экологических групп внутри популяции, проявляющемся в переходах особей между группами. В условиях внешнего антропогенного воздействия можно предположить, что будут происходить переходы особей из одной группы в другую по схеме:

$$1 \xrightarrow{\lambda_1} 2 \xrightarrow{\lambda_2} 3 \xrightarrow{\lambda_3} 4, \qquad (1)$$

где λ_i — интенсивности переходов, размерность 1/время. Тогда изменения численностей экологических групп описываются следующими балансовыми уравнениями:

$$\frac{dm_i}{dt} = \lambda_{i-1}\, m_{i-1} - \lambda_i\, m_i, \qquad (2)$$

решения которых имеют вид (Эмануэль, Кнорре, 1984; Безель, 1987)

$$m_i = \sum A_i \exp\,(-\beta_i t), \qquad (3)$$

где A_i, β_i — параметры, определяемые кинетическими коэффициентами λ_i и численностями экологических групп в начальный момент времени. Оценки коэффициентов λ_i, по данным табл. 2, приведены в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Кинетические коэффициенты переходов деревьев между экологическими группами (1/год)

№ пробной площади	λ_1	λ_2	λ_3
1	0.232	0.156	0.936
2	0.100	0.150	0.160
3	0.650	0.310	0.715

На их основе рассчитаны по формулам (3) численности экологических групп $m_i^{\text{т}}$ и по критерию Пирсона сопоставлены с данными наблюдений $m_i^{\text{э}}$. Табличное значение критерия Пирсона для 4 степеней свободы и 90 % уровня значимости равно 13.277. Результаты сравнения данных наблюдений с расчетами по пробной площади 1 приведены в табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

Теоретические значения численностей деревьев по экологическим группам и расчет критерия χ^2 (пробная площадь 1)

Время, t	Группа 1			Группа 2			Группа 3			Группа 4		
	$m_1^{\text{э}}$	$m_1^{\text{т}}$	χ_i^2	$m_2^{\text{э}}$	$m_2^{\text{т}}$	χ_i^2	$m_3^{\text{э}}$	$m_3^{\text{т}}$	χ_i^2	$m_4^{\text{э}}$	$m_4^{\text{т}}$	χ_i^2
0	133	133	0.000	52	52	0.000	9	9	0.000	9	9	0.000
1	94	105	1.152	78	70	0.914	9	10	0.100	22	18	0.889
2	83	84	0.012	80	80	0.000	13	12	0.083	27	27	0.000
3	77	67	1.515	86	84	0.048	13	13	0.000	27	39	3.692
4	47	53	0.481	105	85	4.706	19	14	1.786	32	52	7.692
Σ			3.160			5.668			1.969			12.273

Примечание. В табл. 6 принят искусственный масштаб времени: 0 — 1981 г., 1 — 1982, 2 — 1983, 3 — 1984, 4 — 1985 г.

Расчетные значения критерия Пирсона ниже табличного для всех экологических групп, следовательно, схема (1) достаточно хорошо описывает кинетику их взаимодействия. Для других площадей результаты сравнения расчетов с экспериментальными данными аналогичны (Алексеев, 1987). Здесь следует отметить, что в общем случае кинетика взаимодействия экологических групп внутри популяции может быть другого типа, однако сам кинетический подход к анализу таких взаимодействий представляется перспективным.

В табл. 7 приведены величины, обратные кинетическим коэффициентам, которые имеют размерность времени и характеризуют среднее время пребывания деревьев в соответствующей экологической группе. Их сумма представляет собой

ТАБЛИЦА 7

Временны́е характеристики взаимодействия экологических групп

№ пробной площади	Время пребывания в экологической группе, лет			Среднее время жизни древостоя, лет
	группа 1	группа 2	группа 3	
1	4.3	6.4	1.1	11.8
2	10.0	6.7	6.2	22.9
3	1.5	3.2	1.5	6.2

временной интервал до попадания деревьев в последнюю, самую худшую, группу и является оценкой времени существования (жизни) древостоев, имеющих соответствующую кинетику взаимодействия экологических групп.

Из данных табл. 7 видно, что быстрее всех разрушается структура древостоя на 3-й пробной площади, медленнее всех — на 2-й пробной площади, эти результаты полностью совпадают с данными табл. 2 и 3 с учетом того, что структура 4-й пробной площади неизменна во времени.

Представляет интерес связь экологической структуры и ее кинетики в различных частях популяции с интенсивностью формирующего эту структуру антропогенного фактора. Изучалась связь между временем жизни древостоев, с одной стороны, расстоянием до источника выбросов и уровнем загрязнения, с другой стороны (табл. 1). Продолжительность жизни древостоя на 4-й пробной площади, где экологическая структура стабильна во времени, для определенности расчетов принята в 100 лет. При анализе связи между продолжительностью жизни древостоя и уровнем загрязнения не использовались данные по 3-й пробной площади, где уровень загрязнения не является определяющим антропогенным фактором.

Оказалось, что исследуемые зависимости имеют следующий вид:

$$T=be^{aL}, \qquad T=a\frac{1}{S}+b, \tag{4}$$

где T — продолжительность существования древостоев, лет; L — расстояние от источника выбросов, м; S — уровень загрязнения пылью СМС, кг/га · год; a и b — параметры. Результаты анализа связей, описываемых формулами (4), приведены в табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Параметры зависимостей продолжительности существования древостоев от расстояния до источника выбросов и уровня загрязнения

Тип зависимости	Параметры		Коэффициент корреляции	Расчетное значение t-критерия
	a	b		
$T-L$	0.00125	3.1	0.998	22.33
$T-S$	362.9	15.0	0.990	7.02

Табличное значение критерия Стьюдента при одной и двух степенях свободы и 90%-ном уровне значимости равно соответственно 6.31 и 2.92, рассчитанные значения выше данного, что свидетельствует о достаточной тесноте зависимостей, описываемых формулами (4).

Для проверки их применимости при расчетах продолжительности существования древостоев ели в зависимости от уровня загрязнения и расстояния до источника выбросов производилось сравнение по критерию Колмогорова (Шмидт, 1984) рассчитанных значений времени жизни древостоев и данных в табл. 7. Для этого определялась величина

$$\lambda=D_{\max}\sqrt{\frac{n_1\,n_2}{n_1+n_2}},$$

где $D_{\max}$ — максимальное число последнего столбца табл. 9 для каждой из анализируемых зависимостей;

$$n_1=\sum T^{э},\ n_2=\sum T^{p},$$

где $T^{э}$ и $T^{р}$ — экспериментальное и расчетное значения продолжительности жизни древостоев соответственно. Пороговое значение критерия при 95%-ном уровне

существенности не зависит от числа степеней свободы и равно 1.36. Если рассчитанное значение критерия меньше порогового, то различия сравниваемых величин статистически не значимы. Результаты расчета критерия Колмогорова приведены в табл. 9.

ТАБЛИЦА 9

Сравнение рассчитанных и экспериментальных значений продолжительности жизни древостоев по критерию Колмогорова

Тип зависимости	$T^э$	$T^р$	$\Sigma T^э$	$\Sigma T^р$	$\frac{\Sigma T^э}{n_1}$	$\frac{\Sigma T^р}{n_2}$	$D=\frac{\Sigma T^э}{n_1}-\frac{\Sigma T^р}{n_2}$
$T-L$	6.2	6.6	140.9	139.8	1.000	1.000	0.000
	11.8	10.5	134.7	133.2	0.956	0.953	0.003
	22.9	23.2	122.9	122.7	0.872	0.878	0.006
	100.0	99.5	100.0	99.5	0.710	0.712	0.002
$T-S$	11.8	6.1	134.7	134.7	1.000	1.000	0.000
	22.9	30.4	122.9	128.6	0.912	0.955	0.043
	100.0	98.2	100.0	98.2	0.742	0.729	0.013

Для зависимости между длительностью жизни древостоев и расстоянием от источника загрязнения $D_{max}=0.006$ и $\lambda=0.05$, для зависимости время жизни древостоев — уровень загрязнения $D_{max}=0.043$ и $\lambda=0.35$. В обоих случаях расчетные значения критерия Колмогорова ниже пороговой величины 1.36, что свидетельствует о незначимости имеющихся расхождений и о возможности использовать формулы (4) для расчетов длительности существования древостоев ели в зависимости от действия анализируемых антропогенных факторов.

Большой экотоксикологический смысл имеет параметр a исследуемых зависимостей, он позволяет оценить изменение длительности существования экологической структуры популяций при изменении уровня загрязнения и расстояния до его источника. Так, при приближении на 100 м к источнику выбросов длительность жизни древостоев сокращается на 12.5 % и на 50 % при приближении на 550 м. Это происходит в результате интенсификации взаимодействия экологических групп по схеме (1). При увеличении загрязнения сверх величины 3.2 кг/га · год длительность существования древостоев сокращается на 35 лет ($dT/dS=-a/S^2$) по той же причине: увеличение уровня загрязнения стимулирует кинетику взаимодействия экологических групп.

Мы видим, что экологическая структура популяции ели обыкновенной очень чувствительна к изменениям этих двух антропогенных факторов.

Параметр $b=3.1$ (табл. 8) зависимости времени жизни древостоев от расстояния до источника загрязнения имеет размерность времени и дает оценку продолжительности существования насаждений ели рядом (на «нулевом» расстоянии) с источником выбросов. Эта оценка хорошо согласуется с реальной картиной состояния древостоев, расположенных рядом с заводом; к 1988 г. эти древостои были полностью разрушены.

Зависимость между временем жизни насаждений и интенсивностью загрязнения позволяет оценить такой ее уровень $S_{крит}$, при котором происходит гибель насаждений. Положив $T=0$, получим

$$S_{крит}=a/b=362.9/15=24.2 \text{ кг/га} \cdot \text{год}.$$

Предельно допустимым уровнем загрязнения, по-видимому, нужно считать такой, при котором экологическая структура популяции стабильна во времени и наихудшие экологические группы имеют небольшой удельный вес (в пределах 10—15 %, хотя эти цифры нуждаются в дополнительном обосновании) в общей численности популяции. В нашем случае таким требованиям отвечает уровень

загрязнения в 3.2 кг/га · год на 4-й пробной площади. В первом приближении его можно принять в качестве предельно допустимого для загрязнения пылью СМС территорий, занятых популяциями ели обыкновенной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. С. Математическая модель процесса разрушения древостоев в зоне атмосферного загрязнения // Эксперимент и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 74—77. — *Алексеев А. С., Лайранд Н. И., Поповичев Б. Г., Яценко-Хмелевский А. А.* Прогноз состояния древостоев, подверженных токсическому действию атмосферных загрязнителей // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 11. С. 1567—1571. — *Безель В. С.* Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. С. 129. — *Василенко В. Н., Назаров И. М., Фридман Ш. Д.* Мониторинг загрязнения снежного покрова. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 182 с. — *Взаимодействие* между лесными экосистемами и загрязнениями // Тр. Сов.-Америк. симпозиума по проекту 02.03.21. Таллинн, 1982. С. 36—39. — *Гродзинский Д. М.* Надежность растительных систем. Киев: Наук. думка, 1984. С. 368. — *Левич А. П.* Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1976. С. 138—175. — *Мэннинг У. Дж., Федер У. А.* Биомониторинг загрязнения атмосферы с помощью растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. 144 с. — *Надежность* биологических систем. Киев: Наук. думка, 1985. 224 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Эмануэль Н. М., Кнорре Д. Г.* Курс химической кинетики. М.: Высш. шк., 1984. 463 с. — *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.

Ленинградская лесотехническая академия.
Получено 9 XI 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.26

И. В. Макарова

THALASSIOSIRA PSEUDOMULTIPORA — НОВЫЙ ВИД СЕМЕЙСТВА *THALASSIOSIRACEAE (BACILLARIOPHYTA)*

I. V. MAKAROVA. *THALASSIOSIRA PSEUDOMULTIPORA*, A NEW SPECIES OF THE *THALASSIOSIRACEAE (BACILLARIOPHYTA)*

Описывается новый вид рода *Thalassiosira* из секции *Tangentales*, обнаруженный в голоценовых осадках южной части Охотского моря, позднее найденный в отложениях позднего плейстоцена Берингова моря (бухта Провидения) и в осадках Восточно-Сибирского моря.

С целью уточнения видового состава диатомовых водорослей из голоценовых осадков в южной части Охотского моря и у о-ва Итуруп мне были любезно предоставлены Т. Л. Невретдиновой образцы, содержащие многочисленные створки диатомовых водорослей. Среди них обнаружено около 10 видов рода *Thalassiosira* Cl. В значительном количестве представлены *T. antarctica* Comber (споры), *T. gravida* Cl. (преимущественно споры), *T. hyalina* (Grun.) Cran, *T. latimarginata* Makar. и в меньшем количестве — *T. eccentrica* (Ehr.) Cl., *T. leptopus* (Grun.) Hasle et Fryx., *T. oestrupii* (Ostf.) Hasle, *T. pacifica* Gran. Среди них был обнаружен новый для науки вид. При помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) были выявлены детали структуры створок, не заметные в световом микроскопе (СМ), но являющиеся специфическими для этого вида. Микрофотографирование в СМ сделано автором, в СЭМ — при непосредственном участии Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой, за что автор выражает им глубокую признательность. Ниже приводится описание нового вида.

Thalassiosira pseudomultipora Makar. sp. nov. — Valvae planae, 20—44.6 mkm in diam. Areolae loculatae, tangentaliter seriatae seriebus subradialibus, prope centrum 6—9, ad marginem, 8—12 pro 10 mkm. Fultoportula centralis una, poris 4 subsidiariis, operculo rotundo, rimoportula subcentralis tubulo applanato, rima longa angusta. Fultoportulae marginales 3—5 pro 10 mkm, tubulo longo in facie interiore praeditae, poris 4 subsidiariis rotundatis, operculo protracto clausis. Limbus valvae humilis (tab. I, *1—13*).

Typus: URSS, mare Ochotense, ins. Iturup, in holocaeno; iter IV navis «Geologus Marinus» 1986. In Inst. Bot. Akad. Sci. URSS (Leningrad) conservatur.

A *Thalassiosira oestrupii* (Ostf.) Hasle areolarum dispositione, fultoportulis poris 4 subsidiariis operculo praeditis, area hyalina parva centrali differt.

Панцирь низкоцилиндрический. Створки плоские, 20—44.6 мкм в диам. Ареолы в тангенциальных с тенденцией к радиальности рядах (см. таблицу, *1—6*), близ центра 6—9, у края 8—12 в 10 мкм. На внутренней поверхности створки в ее центре обычно небольшое гиалиновое поле, на котором находятся один центральный вырост с опорами, имеющий небольшую трубку, окруженную 4 сопутствующими порами с круглым оперкулумом (см. таблицу, *7, 8*), и двугубый вырост с короткой уплощенной трубкой, заканчивающейся широким плоским концом с длинной узкой щелью, ориентированной радиально, реже

тангенциально (см. таблицу, *7*). Краевые выросты с опорами, 3—5 в 10 мкм, образующие кольцо на границе с загибом, по данным СЭМ имеют на внутренней поверхности створки длинную трубку, окруженную 4 сопутствующими порами, закрытыми вытянутым оперкулумом, в связи с чем создается впечатление, что трубка снабжена 8 опорами (см. таблицу, *9—11*). Все выросты на наружной поверхности створки заканчиваются отверстием (см. таблицу, *13*). Велум с пореллами, 12—14 в 1 мкм, образующими прямые ряды, пересекающиеся в 3 направлениях. Загиб створки низкий, с 2—3 рядами мелких ареол, 16 в 10 мкм. Ареолы локулярные (см. таблицу, *12*).

Морской вид, поздний плейстоцен — ныне.

Тип: Охотское море, о-в Итуруп, голоцен, 4-й рейс экспедиционного судна «Морской геолог», 1986. Хранится в Ботаническом институте АН СССР (Ленинград).

Поздний плейстоцен — северо-западная часть Берингова моря (бухта Провидения), единично; голоцен — Охотское море, о-в Итуруп, редко; осадки, Восточно-Сибирское море, единично.

Обнаруживает сходство с *Thalassiosira oestrupii* (Ostf.) Hasle по расположению краевых выростов с опорами и местоположению центрального выроста с опорами и двугубого, но отличается иным числом сопутствующих пор у выростов с опорами, наличием у них оперкулума, присутствием небольшого центрального гиалинового поля на внутренней поверхности створки.

Примечание. У голоценовых экземпляров краевые выросты с опорами располагаются обычно через 1.5—2 ареолы (4—5 в 10 мкм) (см. таблицу, *4, 5, 12*), редко они расположены через 3—4 ареолы (3 в 10 мкм) (см. таблицу, *9, 10*), в то время как последняя характеристика более присуща экземплярам из отложений позднего плейстоцена Берингова моря и осадков Восточно-Сибирского моря.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IV 1989.

УДК 005 : 571.16 : 582.6

Д. Н. Темнискова-Топалова, Н. Г. Огнянова-Руменова

НОВЫЙ ВИД РОДА *PONTODISCUS (BACILLARIOPHYTA)*

D. N. TEMNISKOVA-TOPALOVA, N. G. OGNYANOVA-RUMENOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PONTODISCUS (BACILLARIOPHYTA)*

На основании данных световой и электронной микроскопии приводится описание нового вида из рода *Pontodiscus* — *P. makarovae*, который отличается от других видов *Pontodiscus* наличием длинных замкнутых выростов, формой ареол и их количеством, слабовыпуклой или вогнутой лицевой частью створки.

При исследовании пресноводных плиоценовых диатомитов с. Драговищица, недалеко от города Софии (Народная Республика Болгария), установлен новый вид рода *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk. (Темнискова-Топалова, Огнянова-Руменова, 1984). Он назван *Pontodiscus makarovae* в честь известного советского диатомолога И. В. Макаровой.

Исследование проведено при помощи светового микроскопа Amplival на кафедре ботаники биологического ф-та Софийского университета и сканирующего электронного микроскопа Jeol-35 в Институте морфологии Болгарской АН и в Ботаническом институте Афинского университета, Афины, Греция.[1]

[1] Пользуемся случаем выразить нашу благодарность доктору А. Эконому-Амоли за содействие при осуществлении съемок на СЭМ.

В диагнозе использована терминология, принятая для описания структуры панциря диатомовых водорослей (Предложения. . ., 1977).

Pontodiscus makarovae Temnisk. et Ognjan. sp. nov.

Табл. I, II

Панцирь низкоцилиндрический. Створка слабовыпуклая или вогнутая, 41—102 (127) мкм в диам., загиб довольно высокий, поясок бесструктурный (табл. I, *1—4*). Структура створки состоит из локулярных ареол, с наружным крибрумом и внутренним фораменом, расположенных в пучках, в которых радиальные ряды ареол параллельны среднему ряду 7—8(9) в 10 мкм (табл. II, *4—7*). Количество рядов ареол близ центра створки 7—9, загиба — 7—10 в 10 мкм. Форамены ареол круглые на лицевой части створки и на загибе (табл. II, *4*). Форма крибрума на створке круглая, а на загибе эллипсоидная (табл. II, *5,6*). Поры крибрума расположены концентрическими кругами (табл. II, *5*). На границе лицевой части створки и загиба кольцо длинных замкнутых выростов, 1.6—4.8 (редко до 9.5) мкм дл., расположенных по одному или по 2—3 вместе, 1—3 в 10 мкм (табл. I, *6*). Почти в одном кольце с замкнутыми выростами находится кольцо двугубых выростов, 1—2 в 10 мкм (табл. II, *2,3*). С наружной поверхности створки они представлены маленьким отверстием, с внутренней — хорошо развитой короткой трубкой и широкой верхней частью с длинной щелью. Между замкнутыми выростами редко наблюдаются короткие шипики. Ближе к одному из замкнутых выростов имеется ложный узелок (табл. I, *7*).

Т и п: Болгария, с. Драговищица, близ Софии, в плиоценовых пресноводных диатомитах. Коллекция Д. Темнисковой, 1982, в диатомотеке кафедры ботаники Биологического ф-та Софийского университета.

Вид встречается часто, в количестве от 1000 до 2300 кл./0.5 г диатомита. Наряду с ним в диатомовом комплексе найдены *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl., *Navicula gastrum* Ehr., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rab., *Campylodiscus noricus* Ehr. var. *hibernicus* (Ehr.) Grun., *Aulacosira granulata* (Ralfs) Sim., *A. islandica* (O. Müll.) Sim., *A. islandica f. curvata* (O. Müll.) Sim. и типичные плиоценовые виды *Opephora martyi* Herib. var. *amphioxys* Poretzky, *Caloneis schumaniana* (Grun.) Cl.

Pontodiscus makarovae отличается отчетливо от трех видов *Pontodiscus: P. baldjikianus* Temnisk. et Kozyr., *P. gorbunovii* (Sheshuk.) Moiss. et Sheshuk., *P. miocenicus* (Krasske) Moiss. et Sheshuk. длинными замкнутыми выростами, формой ареол и их количеством и более или менее слабовыпуклой или вогнутой створкой.

Э к о л о г и я. Пресноводный.

С т р а т и г р а ф и ч е с к о е   р а с п р о с т р а н е н и е. Плиоцен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 192—213. — *Темнискова-Топалова Д. Н., Огнянова-Руменова Н. Г.* Палеоекологична на реконструкция на условията при образуване на диатомитите при с. Драговищица, Софийско // Съвременни теорет. и приложни аспекти на раст. екология. София, 1984. Част 1. С. 357—365.

Софийский университет,
Геологический институт БАН,
София, Болгария.

Получено 29 IV 1987.

УДК 561.35 : 551.761 (234.85)

А. И. Киричкова

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ НЕКОТОРЫХ ТРИАСОВЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО УРАЛА

A. I. K I R I C H K O V A. TAXONOMIC REVISION OF SOME TRIASSIC PLANTS FROM THE EASTERN URALS

Критически изучены определения некоторых птеридоспермовых позднетриасовой флоры Восточного Урала, являющихся руководящими для соответствующих отложений. С учетом данных анализа строения эпидермы листьев приведены описания с уточненным и расширенным диагнозом 4 видов из родов *Lepidopteris, Raulia, Scytophyllum*.

Для триасовых флор северного полушария группа семенных папоротников оказалась наиболее показательной как при выявлении «лица» палеофлоры и определения ее места среди палеофлор смежных регионов, так и при возрастной датировке соответствующих отложений и обосновании корреляции их по площади (Добрускина, 1969, 1980, 1982; Храмова, 1977; Киричкова, Храмова, 1980, 1984; Могучева, 1982). Весьма заметную роль эта группа играла и в составе триасовых флор Восточного Урала. Однако систематика группы в целом, в том числе и восточноуральских листьев птеридоспермовых, долгое время оставалась слабо разработанной. В связи с этим при просмотре коллекций ископаемых растений из триасовых отложений Восточного Урала, хранящихся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее (ЦНИГР музей, кол. № 8832, 8365, 4065, 4066, 7121, 7406) и Музее нефтяной геологии при Всесоюзном нефтяном научно-исследовательском геологоразведочном институте (ВНИГРИ, кол. № 578, 646, 681), с целью уточнения систематического состава восточноуральской палеофлоры группе семенных папоротников уделялось особое внимание. Результаты критического просмотра этих коллекций частично уже опубликованы (Добрускина, 1980; Киричкова, Храмова, 1980, 1984), и было показано, что на основании изучения строения эпидермы листьев птеридоспермовых значительно уточняется их систематическое положение. Таким путем была уточнена систематическая принадлежность некоторых листьев, ранее определяемых как *Sphenocallipteris, Furcula, Miassia*, и некоторых других растительных остатков, ранее относимых к роду *Thinnfeldia* (Турутанова-Кетова, 1958; Киричкова, 1962; 1969; Владимирович, 1965). При очередном просмотре музейных образцов из триасовых отложений Восточного Урала и изучении строения эпидермы листьев, относимых к родам *Madygenopteris, Comsopteris, Callipteridium* (Владимирович, 1968), удалось уточнить и их систематическую принадлежность.

Впервые род *Madygenopteris* был описан Т. А. Сикстель (1956) из триасовых отложений Средней Азии. Но строение эпидермы листьев рода с типовых экземпляров до сих пор не изучено. Своеобразный дихотомически разветвленный асимметричный лист из нижней части калачевской свиты Челябинского бассейна на основании лишь морфологических особенностей В. П. Владимирович (1968) был отнесен к роду *Madygenopteris*. Но, учитывая высокую степень вариабельности морфологических признаков листьев семенных папоротников, определение таких листьев без учета строения их эпидермы становится невозможным. Изученное мною строение эпидермы уральского листа, отнесенного к *Madygenopteris*, позволило установить принадлежность его роду *Scytophyllum*. Этому, как оказалось, не противоречит тип жилкования листа: боковые жилки сегментов тонкие, частые, перисто-разветвленные, и ответвления их своими концами соединяются друг с другом. Точно такой же тип жилкования был описан Т. А. Сикстель (1956) и для листьев типовых экземпляров *Madygenopteris*. Возможно, что азиатские листья также принадлежат роду *Scytophyllum*. Но поскольку строение их эпидермы, к сожалению, остается неизученным, уточнить систематическую принадлежность азиатских листьев не представляется возможным.

К роду *Lepidopteris* относятся остатки листьев, происходящие из этой же части триасовой толщи Челябинского бассейна и определенные Владимирович как *Callipteridium angustipinnulatum* Vlad., nomen nudum (ЦНИГРмузей, кол. № 8832, обр. 29). Этот таксон, не будучи описанным и опубликованным, фигурирует в составе триасовой флоры Восточного Урала и даже послужил основанием для датировки соответствующих отложений средним триасом (Владимирович, 1967; Тужикова, 1973). Строение эпидермы этих листьев оказалось характерным для рода *Lepidopteris*.

Другому роду принадлежат листья, относимые Владимирович (1968) к *Comsopteris*. Своеобразное строение эпидермы значительно отличает их от листьев пермского рода *Comsopteris* (Мейен, Мигдисова, 1969) и соответствует листьям рода *Raulia* (Киричкова, Храмова, 1980).

Таким образом, выясняется, что в составе триасовой флоры Восточного Урала группа семенных папоротников была представлена в основном известными триасовыми родами *Lepidopteris, Peltaspermum, Scytophyllum, Rhaphidopteris, Maria* вместе с эндемичными для уральской палеофлоры *Raulia, Uralophyllum* и *Vittaephyllum* (Добрускина, 1980, 1982; Киричкова, Храмова, 1980, 1984). Стратиграфически остатки листьев этих родов приурочены к нижней половине триасовой толщи Восточного Урала. Тафофлоры из этой части разреза отражают определенный этап в развитии триасовой флоры региона, выделяемый мною в птеридоспермовый. По уровню развития он может быть сопоставлен со сцитофилловыми флорами Евразии (Добрускина, 1980, 1982), время существования которых (конец среднего—начало позднего триаса) контролируется наличием фауны из морских прослоев в некоторых разрезах триасовых отложений Европы. Это в свою очередь впервые представляет возможность более уверенно обосновывать возрастную датировку нижней части триасовой толщи Восточного Урала в пределах ладинско-карнийского яруса.

Ниже приводятся описания переопределенных растений, хранящихся в ЦНИГРмузее (кол. № 8865, 8832) и Музее нефтяной геологии при ВНИГРИ (кол. № 681) и переведенных нами согласно правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры в другие роды.

Пор. *Peltaspermales*

Род *Lepidopteris* W. Schimp., 1869

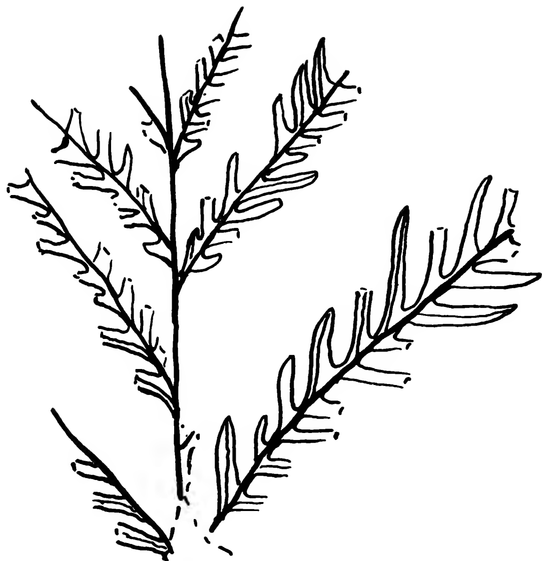
Lepidopteris orientalis Kiritchkova sp. nov.

(табл. I, *1—4*; см. рисунок)

Callipteridium angustipinnulatum Vladimirovich, nomen nudum, Владимирович, 1967:47.

Описание. Листья дваждыперистые. Главный стержень ровный, гладкий, до 2 мм шир. От него под углом 34—45° отходят попарно сближенные узколинейные перья более 6 см дл. Перышки в пределах пера неодинаковые по размерам: в основании они короткотреугольные, 3—4 мм дл., причем основное перышко нижнего ряда расположено в синусе, образованном главным и боковым стержнями листа. Далее перышки узколинейные с приостренной верхушкой, ровным или слегка волнистым краем. Длина перышек 5—11 мм, наиболее длинные из них расположены ближе к верхушке пера; ширина перышек 2—3 мм. Прикрепляются они к боковому стержню обычно чуть расширенным основанием, иногда верхний край перышка у основания слегка поджат. Жилкование перистое, но боковые жилки практически не различимы. Главная жилка проходит вдоль перышка до верхушки.

Листья амфистоматные. Основные клетки верхней эпидермы с тонкими прямыми стенками, местами с четковидными утолщениями, большей частью



Lepidopteris orientalis.
Обр. 29, кол. № 8832, голотип (×1.0), ЦНИГРмузей.

полигональные, изодиаметрические. Жилкование хорошо выражено в виде полос из слегка удлиненных клеток (до 10 рядов). Клетки снабжены папиллами. Папиллы на клетках между жилками крупные, часто утолщенные на верхушке; на костальных клетках они менее выраженные, часто не утолщенные. Устьица немногочисленные, приурочены к участкам между жилками или к краевым зонам костальных полос, ориентированные и расположенные беспорядочно. На нижней эпидерме жилкование также выражено четко, основные клетки изодиаметрические, более мелкие, с тонкими прямыми стенками. Папиллы на основных клетках нижней эпидермы объемные, длинные, почти всегда сильно утолщенные, свисающие, из-за чего клетки просматриваются с трудом. Стенки основных клеток иногда четковидно утолщены. Устьица на нижней эпидерме более частые, расположены также между жилками. Строение их на нижней и верхней эпидермах одинаково. Контуры устьичных комплексов плавные, устьица широкие. Побочных клеток 5—6, по степени кутинизации они не отличаются от основных клеток эпидермы и снабжены такими же срединными папиллами. Стенки побочных клеток со стороны устьичной щели сильно утолщены. Кроме того, побочные клетки несут краевые папиллы, нависающие над устьичной щелью, часто полностью закрывая ее. Замыкающие клетки сильно погруженные. Размеры устьичных комплексов 23.1—47×31—45 мкм.

Голотип: ЦНИГРмузей, кол. № 8832, обр. 29, sub nomen *Callipteridium angustipinnulatum.* Восточный Урал, Челябинский буроугольный бассейн, Восточно-Батуринский участок, скв. 2515, гл. 140.4 м, нижняя подсвита калачевской свиты, поздний триас.

Сравнение. В коллекции № 8832 ЦНИГРмузея присутствует один образец с отпечатком неполного перистого листа, определенного Владимирович как *Callipteridium angustipinnulatum* sp. nov. Вид не был описан, но вошел в списки комплексов растений во многих публикациях по стратиграфии триасовых отложений Восточного Урала и, что особенно важно, послужил основанием для датировки соответствующих отложений в пределах среднего триаса (Владимирович, 1967; Тужикова, 1973). Изученное мною строение эпидермы этого листа позволило установить принадлежность его роду *Lepidopteris*, чему не противоречат и морфологические особенности. Уральский лист в какой-то степени сходен с листьями *L. heterolateralis* Dobr., известными из суракайской свиты (верх среднего—начало позднего триаса) Южного Приуралья (Добрускина, 1980). Однако листья *L. heterolateralis* Dobr. отличаются особенностями строения эпидермы: на нижней эпидерме количество устьиц у них почти в 10 раз больше, чем на верхней, и почти в 3 раза больше, чем у описываемого вида; стенки основных клеток местами извилистые, жилкование на эпидерме почти не выражено, а папиллы одинаковые на всех основных клетках эпидермы.

Местонахождение. См. голотип.

Род *Raulia* Kiritchkova et Chramova, 1980

Raulia kryshtofovichii (Vladimirovich) Kiritchkova comb. nov.

(табл. II, *1—6*)

Comsopteris kryshtofovichii Vladimirovich, Владимирович, 1968:57, табл. 18, фиг. 3—5.

Описание. Лист перистый, до 7 см дл., заканчивается непарным перышком с клиновидным основанием. Главный стержень прямой, тонкий, окрыленный с обеих сторон. К нему под углом 30—40° попарно-сближенно прикреплены ланцетовидные, почти линейные перышки с низбегающим нижним и поджатым близ основания, даже усеченным иногда до середины перышка верхним краем. Основание перышек зауженное, край слегка волнистый, волнистость неровная. Длина перышек 3.5—4.5 см, ширина их варьирует в пределах 0.6—11 см. Средняя жилка отчетливая, прямая. От нее под острым углом отходят слегка изгибающиеся многочисленные тонкие один или два раза дихотомирующие боковые жилки.

Лист гипостоматный. Верхняя эпидерма сложена изодиаметрическими, полигональными клетками. Стенки клеток прямые, но с неравномерными четковидными утолщениями. Углы между стенками клеток закругленные. Жилкование не выражено, трихомы отсутствуют. На нижней эпидерме жилкование различается четко в виде соответствующих полос, сложенных короткими и полигональными клетками с тенденцией располагаться рядами. Между жилками клетки изодиаметрические, стенки их прямые, углы между стенками клеток закругленные. Устьица беспорядочно располагаются между жилками, ориентированы также беспорядочно, довольно частые, узкие, контуры устьичных комплексов плавные. Побочных клеток 6—7, они мельче основных клеток эпидермы и не отличаются от них по степени кутинизации. Вход в устьичную ямку вытянутый, узкоэллиптический, оконтурен небольшой слегка утолщенной складкой. Иногда побочные клетки имеют краевые папиллы, чуть нависающие над устьичным входом, но не прикрывающие его. Размеры устьичных комплексов 32.6—47×38.5—50 мкм.

Голотип: ЦНИГРмузей, кол. № 8265, обр. 3, sub nomen *Comsopteris kryshtofovichii*. Восточный Урал, Челябинский буроугольный бассейн, Восточно-Батуринский участок, скв. 2445, гл. 294 м, нижняя подсвита калачевской свиты, поздний триас.

Сравнение. По строению эпидермы описываемые листья не соответствуют пермскому роду *Comsopteris*, детально изученному в настоящее время (Мейен, Мигдисова, 1969). Особенности строения устьиц, морфологии устьичной группы клеток, общей топографии эпидермы как нижней, так и верхней поверхностей листа более всего соответствуют роду *Raulia*. От листьев уже известных видов этого рода (Киричкова, Храмова, 1980), в частности *R. gracilis* Kiritchkova et Chramova, листья *R. kryshtofovichii* отличаются крупными размерами всего листа и его перышек, а главное — более толстой эпидермой, наличием четковидных утолщений стенок основных клеток эпидермы, более крупными устьицами, вход в устьичную ямку у которых окаймлен более четко выраженной складкой, и наличием небольших папилл на побочных клетках устьиц.

Местонахождение. См. голотип.

Род *Scytophyllum* Borneman, 1856

Scytophyllum triassicum (Vladimirovich) Kiritchkova comb. nov.

(табл. III, *1—7*)

Madygenopteris triassica Vladimirovich; Владимирович, 1968:55, табл. 18, фиг. 1, 2.

Описание. Листья перистые, черешковые. Черешок дихотомически рассечен, переходя в асимметричные перья. Неполная длина перьев 6—7 см. Перышки линейные, языковидные, с закругленной верхушкой, большей частью супротивные, составляют с главным рахисом пера угол 60°. Нижний край перышек низбегающий, верхний — чуть срезан или слегка поджат. Край перышек ровный или неравномерно чуть волнистый. Длины их варьируют от 7 мм в основании пера до 4 см в средней его части; ширина 2—6 мм. Жилкование плохо просматривается. Видна лишь срединная жилка, от которой под острым углом отходят частые боковые перисторазветвленные жилки. В одном месте видно, как концы боковых жилок соединяются между собой.

Листья амфистоматные. Эпидермы нижней и верхней поверхностей мало отличаются друг от друга: на верхней эпидерме устьиц меньше и они разбросаны по всей поверхности, а на нижней — приурочены главным образом к участкам между жилками. Основные клетки в большей части полигональные, реже — изодиаметрические, с приостренными, реже закругленными углами между прямыми стенками. Стенки клеток сильно утолщены равномерно или четковидно. Основные клетки эпидермы снабжены утолщенной папиллой. Жилкование на эпидерме выражено слабо, главным образом на нижней поверхности. Устьица ориентированы и расположены беспорядочно. Побочных клеток 5—6 таких же, как и основные клетки эпидермы, но имеющих более крупные утолщенные папиллы, которые образуют вокруг устьичной ямки объемный валик, не полностью прикрывающий вход в нее. Размеры устьичных комплексов 27.3—45×25—30 мкм (верх) и 61.6—62.7×45—48.6 мкм (низ).

Голотип: ЦНИГРмузей, кол. № 8265, обр. 2, sub nomen *Madygenopteris triassica*, Восточный Урал, Челябинский буроугольный бассейн, Батуринский участок, скв. 2482, гл. 242 м, нижняя подсвита калачевской свиты, поздний триас.

Сравнение. Первоначально описываемый остаток листа на основании его морфологических особенностей — дихотомии черешка и жилкования — был отнесен к роду *Madygenopteris* (Владимирович, 1968). Но для этого рода до сих пор остается не изученным строение эпидермы. По этому признаку уральский лист, изученный нами, соответствует роду *Scytophyllum*, а характер жилкования его перышек не противоречит этому заключению. Среди известных видов рода *Scytophyllum* уральский лист лишь отдаленно может быть сравним с листом *S. apoldense* (Compter) Linnel и *S. nerviconfluens* (Brick) Dobr. (Добрускина, 1969). Однако от первого из этих видов уральский лист отличается более мелкими размерами и наличием крупных папилл на основных клетках эпидермы. От листьев *S. nerviconfluens* описываемый лист отличается также более мелкими размерами, а главное — строением эпидермы: у него папиллы более развиты на основных клетках эпидермы, стенки которых сильно утолщены, а побочные клетки устьиц лишены кутикулы.

Местонахождение. См. голотип.

Scytophyllum uralica Kiritchkova sp. nov.[1]

(табл. I, *5—7*)

Thinnfeldia vulgaris Kiritchkova non Pryn., Киричкова, 1969:291, табл. VI, фиг. 1, 2, рис. 3.

Описание. Морфологические особенности листа уже приведены в печати (Киричкова, 1969). Ниже остановлюсь на описании строения эпидермы, уточняющем систематическую принадлежность листа.

Лист амфистоматный. Топография нижней и верхней поверхностей листа различна. На верхней эпидерме хорошо выражено жилкование в виде довольно

[1] От географического — Урал.

широких полос из удлиненных клеток, а между ними — клетки изодиаметрические, короткие, с редкими цепочками из 2—3 сплюснутых клеток. Стенки клеток прямые, неутолщенные, углы между стенками клеток закругленные. Устьица редкие, разбросанные, беспорядочно ориентированные, устьичные комплексы округлые, широкие, с изломанным контуром. Нижняя эпидерма более тонкая, сложена такими же, как и на верхней поверхности, клетками, но с более частыми цепочками сплюснутых клеток и менее выраженным жилкованием. Устьица на нижней эпидерме более частые, также разбросанные и беспорядочно ориентированные, контур устьичных комплексов широкий, изломанный. Побочных клеток устьиц 5—6, по толщине кутикулы они не отличаются от основных клеток эпидермы, лишь несколько мельче последних. Стенки побочных клеток, обращенные в сторону устьичной щели, и периклинальные стенки сильно утолщены, но вход в устьичную ямку открыт. Иногда побочные клетки несут небольшие папиллы. Размеры устьичных комплексов 40.7—51×25—67.3 мкм.

Голотип: ВНИГРИ, кол. № 681, обр. 78, Челябинский буроугольный бассейн, Копейская площадь, скв. 1993, 88 м, копейская свита.

Сравнение. По морфологии лист *S. uralica* не отличается от листьев *S. vulgaris* (Prynada) Kiritchkova et Chramova. Но строение их эпидермы совершенно различно. Листья *S. vulgaris* гипостоматные, стенки основных клеток нижней эпидермы мелко извилистые, стенки побочных клеток устьиц совсем лишены утолщений, снабжены слегка нависающими над устьичной щелью не утолщенными папиллами (Киричкова, Храмова, 1980). От многих других видов *Scytophyllum*, у которых описано строение эпидермы (Добрускина, 1969, 1980; Храмова, 1977), лист *S. uralica* отличается отсутствием трихом на основных клетках эпидермы. От листьев *S. apoldense* (Compter) Linnel (Добрускина, 1969), основные клетки эпидермы которых также лишены трихом, описываемый лист отличается своей морфологией: это не перистый, а линейный лист, надрезанный по краю на крупные зубцы; побочные клетки устьиц имеют утолщения на стенках не только со стороны устьичной щели. Листья *S. neuburgianum* Dobruskina в отличие от *S. uralica* имеют основные клетки эпидермы с мелкоизвилистыми стенками.

Местонахождение. См. голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимирович В. П. Остатки некоторых представителей рода *Thinnfeldia* из рэтских отложений Восточного Урала // Ежегодник Всесоюзного палеонтологического общества. Л.: Недра, 1965. Т. 17. С. 238—249. — *Владимирович В. П.* Биостратиграфия континентальных триасовых и юрских отложений восточного склона Урала, Северного Казахстана и горной части Западной Сибири // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 46—55. — *Владимирович В. П.* Новые триасовые папоротникообразные Урала и Казахстана // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М.: Недра, 1968. Вып. 2, ч. 1. С. 53—59. — *Добрускина И. А.* Род *Scytophyllum* (морфология, эпидермальное строение и систематическое положение) // Птеридоспермы палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 35—49. — *Добрускина И. А.* Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с. — *Добрускина И. А.* Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 195 с. — *Киричкова А. И.* Новые материалы к триасовой флоре Среднего Урала // Палеонтол. сб. Тр. ВНИГРИ. 1962. № 3. С. 458—468. — *Киричкова А. И.* Материалы к изучению нижнемезозойской флоры Восточного Урала // Палеонтол. сб. Тр. ВНИГРИ. 1969. № 4. С. 270—315. — *Киричкова А. И., Храмова С. Н.* О некоторых птеридоспермовых из триасовых отложений Восточного Урала // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Тр. УФ АН СССР. 1980. С. 3—18. — *Киричкова А. И., Храмова С. Н.* Род *Uralohyllum* и его таксономический статус // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 138—143. — *Мейен С. В., Мигдисова А. В.* Эпидермальное исследование ангарских *Callipteris* и *Comsopteris* // Птеридоспермы верхнего палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1969. С. 59—84. — *Могучева Н. К.* К изучению триасовой флоры Восточного Таймыра // Био- и литостратиграфия триаса Сибири. Тр. СО АН СССР, Институт геологии и геофизики. 1982. Вып. 462. С. 63—70. — *Сикстель Т. А.* Роды *Madygenia, Madygenopteris, Kryshtofovichiella* // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. М.: Недра, 1956. С. 219—253. — *Тужикова В. И.* История нижнемезозойского угленакопления на Урале. М.: Наука, 1973. 251 с. — *Турутанова-Кетова А. И.* Флористическая характеристика некоторых нижнемезозойских толщ Среднего Урала // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 664—667. — *Храмова С. Н.* Триасовая флора бассейна Печоры и ее стратиграфическое значение. Л.: Недра, 1977. 72 с. — *Bornemann J. G.* Über organishe Reste aus der Lettenkohlegruppe

Thüringens. Leipzig, 1856. 85 S. — *Linnel T.* Zur Morphologie und Systematik triadischer *Cycadophyten.* II. Über *Scytophyllum* Bornemann // Svensk. Bot. Tidskr. 1932. Bd 27, N 3. 310 S.

Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт, Ленинград.

Получено 25 V 1989.

УДК 582.736

А. Баррето, Г. П. Яковлев

ЗАМЕТКИ О РОДЕ *SENNA (FABACEAE)*

A. BARRETO, G. P. YAKOVLEV. NOTES ON THE GENUS *SENNA (FABACEAE)*

Публикация посвящена некоторым видам рода *Senna*, произрастающим на Кубе. Традиционно эти виды относили к роду *Cassia*, но в недавней работе H. Irwin и R. Barneby (1982) обоснована необходимость восстановления ранее описанного рода *Senna*. В нашей статье даются уточнения, касающиеся систематики кубинских видов этого рода.

Senna acunae (Borhidi) Barreto et Yakovl. comb. nov. — *Cassia acunae* Borhidi, 1976, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 22, 34 : 298.

A. Borhidi описал *Cassia acunae* по образцу, собранному в пров. Пинар-дель-Рио (Borhidi, Muniz, 1976). Irwin и Barneby (1982), не располагавшие типовым образцом, отнесли его к «*Cassiae dubiae*». Анализ типа и еще двух экземпляров, собранных также в западной части Кубы, позволяет утверждать, что таксон близок к *Senna gundlachii* (=*Cassia gundlachii*), но вполне самостоятелен.

Вид, описанный Borhidi, отличается от *S. gundlachii* s. l. числом пар листочков ((8) 14—20, а не (6) 7—11), более длинными осями листьев (15.5—22 см дл., а не 11—15.8), метельчатыми соцветиями (а не почти щитковидными кистями).

Senna gundlachii (Urb.) Irwin et Barneby subsp. esmeraldensis (Alain) Barreto et Yakovl. stat. et comb. nov. — *Cassia esmeraldensis* Alain, 1950, Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio La Selle, 9: 10.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ *SENNA GUNDLACHII*

1. Листочки ланцетные (2.3) 3—5.3 см. дл., (0.9) 1.2—1.8 см шир.; черешок (1.7) 2—2.2 (2.9) см дл. . . . . subsp. *gundlachii.*
— Листочки от ланцетных до яйцевидных и продолговато-ланцетных, 3.6—8 см дл., 1.7—3 см шир.; черешок 3.2—4.5 см дл. . . . subsp. *esmeraldensis.*

Senna ligustrina (L.) Irwin et Barneby var. turquinae (Britt.) Barreto et Yakovl. stat. et comb. nov. — *Peiranisia turquinae* Britton, 1930, Britton et Rose, N. Am. Fl. 23, 4 : 267.

Peiranisia turquinae Britton была описана по образцу, собранному в южной части Pico Turquino (пров. Сьерра-Маэстра, Куба). Leon (1950) предложил новую комбинацию *Cassia turquinae* (Britton) Leon.

Irwin и Barneby (1982) поместили этот таксон в синонимы *Senna ligustrina*, полагая, что различия между ними отсутствуют. Однако, по нашим наблюдениям, некоторые различия все же имеются, в связи с чем мы предлагаем рассматривать таксон как разновидность.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ *SENNA LICUSTRINA*

1. Листочки от ланцетных до яйцевидно-ланцетных, в числе 5—7 пар, (2.8) 3.2—6.8 (7.5) см дл.; ось листа (6) 7.5—17.5 см дл., голая или слегка опушенная; черешок (1.3) 1.7—3.9 см дл.; цветоножки голые . . . . var. *ligustrina.*

— Листочки яйцевидные, в числе 6—11 пар, 1.8—3.5 см дл.; ось листа 5.1—11.8 см дл., более или менее опушенная; черешок (0.5) 0.8—1.3 см дл.; цветоножки опушенные . . . . var. *turquinae*.

Senna shaferi (Britt. et Wilson) Barreto et Yakovl. comb. nov. — *Cassia shaferi* Britton et Wilson, 1916, Bull. Torr. Club, 43 : 459.

Irwin и Barneby (1982) считают этот вид разновидностью *Senna mexicana* (Jacq.) Irwin et Barneby. Однако между ними имеются определенные морфологические различия и, кроме того, расы географически изолированы. Морфологические различия касаются прежде всего нектарника, который у *S. shaferi* цилиндрический, что ни у одной из разновидностей *S. mexicana* не встречается. Отличаются эти виды и листочками. У *S. shaferi* они варьируют по форме, изменяясь в пределах одного листа от яйцевидных и яйцевидно-эллиптических до почти округлых, а у *S. mexicana* более или менее одинаковые, преимущественно эллиптические до яйцевидно-эллиптических. На Кубе встречается только *S. shaferi*, но не найдена *S. mexicana*. Ближайшие местонахождения *S. mexicana* известны из Доминиканской республики. Alain (1971) сообщает, правда, о нахождении *Cassia shaferi* (=*Senna shaferi*) в Доминиканской республике, но Irwin и Barneby вполне справедливо относят образец, о котором упоминает Alain, к *S. mexicana*.

Senna chapmanii (Isely) Barreto et Yakovl. comb. nov. — *Cassia chapmanii* Isely, 1975. Mem. N. Y. Bot. Gard. 25, 2 : 199.

Cassia chapmanii, выделенную в свое время D. Isely, Irwin и Barneby (1982) рассматривают как разновидность *Senna mexicana*. Однако между ними существует довольно много морфологических различий и, кроме того, *S. chapmanii* имеет самостоятельный ареал, изолированный от ареала *S. mexicana*. *S. chapmanii* встречается на Кубе, Багамских о-вах, юго-востоке Соединенных Штатов (Флорида, Майами). Ниже приводится таблица, в которой показаны различия между *S. mexicana* и *S. chapmanii*.

Различия между *Senna mexicana* и *Senna chapmanii*

Признак	*S. mexicana*	*S. chapmanii*
Форма листочков	Эллиптические до яйцевидно-эллиптических	Эллиптические до ланцетно-эллиптических
Размеры листочков, см	1.3—2.8×0.4—1	(1) 1.8—4.7×0.4—1.2 (1.8)
Число пар листочков	5—7 (8)	3—6
Длина оси листа, см	3—10 (13)	2.8—6.5
Длина черешка, см	(0.8) 1—2.3	(0.5) 1—3.5 (3.9)
Опушение листочков	Основания волосков бородавчато расширены	Бородавчатых расширений нет, волоски встречаются только при основании листочков, вдоль срединной жилки
Число фертильных тычинок	6	7

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Alain Hno. Novitates Antillanae IV // Mem. N. Y. Bot. Gard. 1971. Vol. 21. P. 107—157. — *Borhidi A., Muniz O.* Plantas nuevas en Cuba, V // Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 1976. Vol. 22. P. 295—320. — *Irwin H., Barneby R.* The American *Cassiinae*. A synoptical revision of *Leguminosae* tribe *Cassieae* subtribe *Cassiinae* in the New World, II // Mem. N. Y. Bot. Gard. 1982. Vol. 35. P. 455—918. — *Leon Hno.* Novedades de la flora cubana, II // Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio La Salle. 1950. T. 9. P. 1—24.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 5 III 1990.

УДК 582.936

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

В. В. Зуев

К СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE* В СИБИРИ

V. V. ZUYEV. ON THE SYSTEMATIC OF THE *GENTIANACEAE* FAMILY IN SIBERIA

Предлагается оригинальная система семейства горечавковых. Обсуждаются эволюция и филогения морфологических признаков в трибах и подтрибах. Откорректирована система рода *Gentiana* s. l., предложенная автором ранее (Зуев, 1985). Установлены новые таксоны: подтрибы *Calathiinae*, *Anagallidiinae* и подсекция *Reclinatae*. Приводится 12 номенклатурных комбинаций.

Наиболее близким к предковой форме из современных представителей семейства, по-видимому, является монотипный род *Anagallidium* с центрально-азиатским ареалом. Единственный вид этого рода *A. dichotomum* имеет 4-мерный венчик со свободными лепестками, в нижней части которых располагаются парные нектарники в виде маленьких ямок. Подавляющая часть остальных современных представителей семейства, распространенных в Евразии и Северной Америке, имеет более сложно устроенные цветки, приспособленные к неблагоприятным условиям и опылителям-насекомым. В процессе эволюции у горечавковых сформировались структуры, значительно повысившие выживаемость видов: сростнолепестность и складчатость венчика, узкие лопасти рыльца, бахромчатые чешуи. Эти прогрессивные черты позволили горечавковым в значительной степени увеличить численность популяций и распространиться по всему Северному полушарию. Горечавковые, не имеющие таких приспособлений, имеют узкие, реликтовые ареалы.

Венчик. Эволюция венчика шла в двух основных направлениях, характеризующих трибы *Gentianeae* и *Swertieae*.

1. Образование венчика с промежуточными складками в виде дополнительных лопастей в трибе *Gentianeae*. Одним из прогрессивных изменений горечавковых явилось образование трубки венчика, произошедшее в результате приспособления к засушливому и холодному климату, а также к опылителям с длинным хоботком — пчелам, шмелям, бабочкам. Большинство современных видов трибы горечавковых имеют венчик с длинной трубкой. Лишь единственный вид трибы — *Gentiana lutea* (по-видимому, вымирающий) — сохранил несросшийся венчик. У высокоспециализированных представителей наблюдается тенденция к образованию воронковидных венчиков, что достигается за счет формирования промежуточных складок венчика, а также за счет увеличения числа лопастей венчика, как у видов рода *Gentiana* s. str. (у них число лопастей венчика достигает 8). Увеличение числа лопастей венчика оказалось недостаточным для прогрессивной эволюции — до нашего времени дожили немногие виды с подобными венчиками. Образование промежуточных складок оказалось исключительно благоприятным в суровых условиях высокогорий и аридных областей Азии. Благодаря промежуточным складкам венчик приобрел способность плотно закрываться во время неблагоприятных условий. Складчатость (гофрированность) венчика уменьшила теплопроводные свойства, что обеспечило защиту пыльцы и семяпочек от иссушения и низких температур. Виды с такими венчиками являются одной из самых процветающих ныне ветвей горечавковых.

Появление складок венчика происходило параллельно в двух ветвях эволюции: подтрибе *Gentianinae*, характеризующейся зигоморфными складками, и подтрибе *Calathiinae*, характеризующейся актиноморфными складками.

2. Образование венчика с бахромчатыми чешуями, прикрывающими зев в трибе *Swertieae*. Следует отметить, что представители трибы сверциевых более близки по строению цветка к предковой форме, чем трибы горечавковых. Многие виды имеют венчики с лепестками, свободными до основания, и только самые продвинутые имеют венчики с трубкой. Специализация венчика у сверциевых шла во многих чертах иначе, чем у горечавковых. От архаического венчика со

свободными лепестками и открытыми нектарниками, как у *Anagallidium*, образовались венчики, у которых нектарники прикрыты бахромчатыми чешуями: в родах *Swertia, Lomatogonium*. Следующим этапом явилось срастание лепестков и появление трубки венчика. С появлением трубки венчика бахромчатые чешуи переместились в верхнюю часть трубки венчика и стали прикрывать зев венчика. Так сформировались представители родов *Gentianella* и *Comastoma*.

Чашечка. Эволюция чашечки, как и эволюция венчика, шла в двух направлениях, характеризующих трибы горечавковых и сверциевых.

1. Образование чашечки с перепонкой между зубцами в трибе *Gentianeae*. В ее эволюции четко выделяются зигоморфная (подтриба *Gentianinae*) и актиноморфная (подтриба *Calathiinae*) чашечки. Зигоморфная чашечка представлена в родах *Dasystephana, Gentiana* и *Gentianopsis*. Перепонка между зубцами такой чашечки всегда хорошо развита. Трубка ее, как правило, рассечена с одной или двух сторон, а зубцы всегда неравновеликие, ланцетной формы. Наблюдаются все переходы от полностью перепончатой чашечки до перепончатой между зубцами, которые в первом случае редуцированы, а во втором — хорошо развиты. Актиноморфная чашечка характерна для родов *Calathiana* и *Ciminalis*. Перепонка между зубцами актиноморфной чашечки всегда слабо развита и имеет вид небольшого кармашка с внутренней стороны чашечки. Зубцы ее равны между собой, с развитой жилкой, которая у рода *Calathiana* в виде крыловидного выроста.

2. Образование травянистой чашечки в трибе *Swertieae*. В отличие от трибы горечавковых у сверциевых чашечка не бывает перепончатой. Эволюция ее в подтрибах происходила иначе, чем у горечавковых. Актиноморфная чашечка наблюдается у примитивных родов, а зигоморфная у продвинутых. В родах *Anagallidium, Halenia, Swertia, Lomatogonium* чашечка актиноморфная, раздельная до основания, с равными ланцетными долями. В родах *Gentianella* и *Comastoma* чашечка зигоморфная, имеющая хорошо выраженную трубку с неравными ланцетными или эллиптическими долями.

Нектарники. У горечавковых представлены два типа нектарников: бугорковые — в трибе *Gentianeae* и ямчатые — в трибе *Swertieae*. Бугорковые нектарники располагаются в большинстве случаев на завязи. Исключение составляет род *Gentianopsis* — самый примитивный в трибе горечавковых, у него нектарники эпипетальные. Ямчатые нектарники всегда эпипетальные и в большинстве случаев парные.

Дивергенция и гомологические ряды, параллелизм эволюции частей цветка

Для систематики горечавковых большое значение имеет деление диагностических признаков на две группы: признаки уровня и признаки родства в соответствии с концепцией А. Л. Тахтаджяна (1966), так как у них ярко выражен параллелизм эволюции признаков, образующих гомологические ряды. У горечавковых прослеживается 4 гомологических ряда признаков цветка, соответствующих подтрибам *Gentianinae* (горечавковые), *Calathiinae* (калатиановые), *Swertiinae* (сверциевые), *Anagallidiinae* (анагаллидиевые).

Признаки уровня. Мы рассматриваем три уровня эволюционной продвинутости признаков: примитивные признаки, относительно продвинутые признаки и высоко продвинутые признаки. Распределение признаков, характеризующих степень эволюционной продвинутости, имеет ступенчатый характер. Одни признаки характеризуют семейство, другие — трибы, третьи — подтрибы.

Сем. *Gentianaceae*. В семействе наблюдается изменение формы лопастей рыльца от округлой к линейной. Распределение признаков по уровням следующее:

I. Примитивный признак — расширенные лопасти рыльца — имеют роды *Gentianopsis* (подтриба *Gentianinae*), *Swertia* (*Swertiinae*), *Calathiana* (*Calathiinae*), *Lomatogonium* (*Anagallidiinae*).

II. Относительно продвинутый признак — рыльце с промежуточными по форме лопастями — имеют роды *Gentiana* (*Gentianinae*), *Ciminalis* (часть рода, подтриба *Calathiinae*), *Halenia* (*Swertiinae*), *Anagallidium* (*Anagallidiinae*).

III. Высоко продвинутый признак — линейные или ланцетные лопасти рыльца — имеют роды *Dasystephana* (*Gentianinae*), *Ciminalis* (*Calathiinae*), *Gentianella* (*Swertiinae*), *Comastoma* (*Anagallidiinae*).

Триба *Gentianeae*. В трибе два гомологических ряда: подтрибы *Gentianinae* и *Calathiinae*. Кроме описанных выше изменений рыльца здесь добавляются специфичные только для этой трибы признаки: строение и расположение нектарников, строение складки венчика, строение завязи. Они распределяются по уровням:

I. Примитивные признаки — венчик без складки, бугорковые эпипетальные нектарники — имеет род *Gentianopsis* (*Gentianinae*).

II. Относительно продвинутые признаки — венчик со слаборазвитой складкой, бугорковые или кольцевые нектарники на завязи — имеют роды *Gentiana* (*Gentianinae*) и *Calathiana* (*Calathiinae*).

III. Высоко продвинутые признаки — венчик с хорошо развитой складкой, кольцевые нектарники на завязи — имеют роды *Dasystephana* (*Gentianinae*), *Ciminalis* (*Calathiinae*).

Триба *Swertieae*. В трибе два гомологических ряда, соответствующие подтрибам *Swertiinae* и *Anagallidiinae*. Специфичные для трибы признаки — строение нектарников, строение бахромчатых чешуй, сростнолепестность. Они распределяются по уровням:

I. Примитивные признаки — раздельнолепестный венчик с открытыми нектарниками — имеет род *Anagallidium* (*Anagallidiinae*).

II. Относительно продвинутые признаки — венчик раздельнолепестный с нектарниками, прикрытыми бахромчатыми чешуями — имеют роды *Swertia* (*Swertiinae*), *Lomatogonium* (*Anagallidiinae*).

III. Высоко продвинутые признаки — сростнолепестный венчик с хорошо выраженной трубкой и бахромчатыми чешуями в зеве, открытыми нектарниками — имеют роды *Gentianella* (*Swertiinae*), *Comastoma* (*Anagallidiinae*).

Наблюдается разноступенчатость (гетеробатмия) в эволюции признаков цветка, выраженная в значительной степени у примитивных и относительно продвинутых таксонов и в малой степени — у высоко специализированных. Так, род *Calathiana* имеет примитивные лопасти рыльца и относительно продвинутые нектарники и складки венчика. Часть рода *Ciminalis* имеет относительно продвинутые лопасти рыльца, а другая часть — высоко продвинутые. Род *Lomatogonium* имеет примитивное рыльце и относительно продвинутые нектарники, а род *Anagallidium* — относительно продвинутое рыльце и примитивные нектарники.

П р и з н а к и р о д с т в а. Гомологические ряды в пределах семейства, соответствующие трибам и подтрибам, различаются по следующим признакам родства:

1. Триба *Gentianeae*. Нектарники бугорковые, располагающиеся на завязи, реже на внутренней поверхности венчика. Чашечка всегда с перепонкой между зубцами или же полностью перепончатая.

2. Триба *Swertieae*. Нектарники ямчатые, располагающиеся на внутренней поверхности венчика. Чашечка всегда травянистая.

1а. Подтриба *Gentianinae*. Чашечка зигоморфная, венчик с асимметричной складкой. Соцветия сильно разветвленные.

1б. Подтриба *Calathiinae*. Чашечка актиноморфная, венчик с симметричной складкой. Соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные.

2а. Подтриба *Swertiinae*. Соцветия сильно разветвленные. Бахромчатые чешуи, прикрывающие нектарники или зев венчика, имеют сосудистые пучки.

2б. Подтриба *Anagallidiinae*. Соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные. Бахромчатые чешуи без сосудистых пучков.

Соцветие. Соцветие горечавковых определяется различными авторами как верхоцветное или закрытое. Одним из важнейших систематических признаков соцветий горечавковых является степень их разветвленности. В зависимости от числа парциальных соцветий они могут быть сильно разветвленными — когда парциальные соцветия формируются в пазухах всех стеблевых листьев, слабо разветвленными — парциальные соцветия формируются в пазухах верхних листьев, либо могут формироваться одиночные терминальные цветки. Кроме того, многие однолетники, помимо главного побега, как правило, формируют побеги обогащения, несущие соцветия такого же строения, как и главный побег. Для эволюции соцветий горечавковых характерно образование конвергентных рядов: у видов подтриб горечавковых и сверциевых формируются разветвленные соцветия с хорошо выраженной главной осью, а в подтрибах калатиановых и анагаллидиевых главная ось соцветия, как правило, слабо выражена из-за многочисленных побегов обогащения, при этом у них наблюдается тенденция к образованию терминальных цветков.

Ксантоновые соединения. Структура ксантонов имеет большое значение для хемосистематики (Николаева и др., 1985; Hostettmann, Wagner, 1977; Hostettmann, Jacot-Guillarmod, 1978). Как эволюционно значимый признак целесообразно рассматривать тип замещения. В трибе сверциевых, более древней по своему эволюционному развитию, наблюдается большое число ксантоновых соединений с различными типами замещения: 1, 3, 5, 8; 1, 3, 4, 5; 1, 3, 4, 5, 8; 1, 2, 3, 4, 7; 1, 2, 3, 4, 5, 7 и т. д. Характерной особенностью ксантонов сверциевых является то, что они замещаются в положении 4 и 5, чего не наблюдается в трибе горечавковых. Триба горечавковых, эволюционно продвинутая, содержит небольшое число ксантоновых соединений с тремя типами замещения: 1, 3, 7; 1, 3, 7, 8; 1, 2, 3, 6, 7. В ней хорошо прослеживается дивергенция ксантонов. Так, подтриба калатиановых содержит ксантоны с 1, 3, 7, 8 типом замещения, а подтриба горечавковых — с 1, 3, 7 типом. Наряду с этим можно отметить, что примитивные группы растений, как правило, содержат агликоны простого строения, а продвинутые содержат более сложно устроенные гликозиды. Таким образом, в эволюции ксантонов горечавковых наблюдается дивергенция типов замещения и усложнение структуры.

Критерии примитивности и продвинутости

Лопасти рыльца. Лопасти рыльца полукруглые — лопасти рыльца овальные — лопасти рыльца линейные. Лопасти рыльца спаянные — лопасти рыльца свободные.

Венчик. Венчик раздельнолепестный колесовидный — венчик сростнолепестный трубчатый или ворончатый. Венчик без промежуточных складок — венчик со складками.

Чашечка. Чашечка раздельная до основания — чашечка трубчатая или колокольчатая. Чашечка травянистая — чашечка перепончатая.

Нектарники. Нектарники ямчатые — нектарники бугорковые. Нектарники эпипетальные — нектарники эпигинные. Нектарники бугорковые на завязи — нектарники в виде валика у основания завязи. Нектарники эпипетальные в виде пятнышек — нектарники эпипетальные в виде ямок, прикрытые бахромчатыми чешуями — нектарники эпипетальные вторично голые в виде пятнышек.

Соцветие. Сильно разветвленный фрондозный тирс — слабо разветвленный фрондулозный тирс — терминальные цветки.

Ксантоны. Ксантоновые агликоны и гликозиды простого строения — ксантоновые гликозиды сложного строения.

Таким образом, рассмотренные особенности эволюции позволяют определить принципы систематики горечавковых. Основным принципом является деление диагностических признаков на две группы: признаки уровня и признаки родства. В соответствии с этим мы выработали критерии выделения родов.

1. Выделение родов целесообразно проводить в соответствии с изменением признаков уровня. Так, например, род *Gentianopsis* следует отделить от родов *Gentiana* и *Calathiana*, так как у них появляется складка венчика, а нектарники переходят на завязь. Роды *Dasystephana* и *Ciminalis* нужно отделить от родов *Gentiana* и *Calathiana*, так как у них развиваются складки венчика и появляется высоко специализированное рыльце. Роды *Comastoma* и *Gentianella* нужно отделить от родов *Lomatogonium* и *Swertia*, так как у них образовалась трубка венчика, а бахромчатые чешуи перешли в верхнюю часть венчика.

2. Осуществляя выделение родов, необходимо учитывать, что у большинства из них имеются параллельные гомологи (за исключением рода *Gentianopsis*). Так если мы принимаем в ранге родов *Lomatogonium* и *Swertia*, то неверно принимать род *Gentianella*, не отделяя от него *Comastoma*, так как *Comastoma* — параллельный гомолог *Gentianella*. Если же принимать род *Gentianella*, не отделяя *Comastoma*, то неясно, какого он родства: с родом *Lomatogonium* или с родом *Swertia*. То же самое можно сказать относительно следующих пар родов: *Dasystephana—Ciminalis*, *Gentiana—Calathiana*, *Halenia—Anagallidium*, *Swertia—Lomatogonium*.

Система сибирских видов семейства *Gentianaceae* Juss.

Триба 1. *Gentianeae* — Горечавковые. Многолетние и однолетние травы. Цветки воронковидные или булавовидные, 5—80 мм дл. Чашечка перепончатая полностью или только между зубцами. Венчик обычно со складками между лопастями, лишь у примитивных родов *Gentianopsis* и *Gentiana* складок нет или они в зачаточном состоянии. Нектарники бугорковые эпигинные, реже (*Gentianopsis*) эпипетальные.

Тип: Gentiana L.

Подтриба 1. *Gentianinae*. — Горечавковые. — Чашечка зигоморфная, венчик с асимметричными складками, соцветия сильно разветвленные.

Род 1. *Dasystephana* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 502. — *Gentiana* L. 1753, Sp. pl. : 227, p. p. excl. typo. — *Pneumonanthe* Gled. 1764, Syst. Pl. : 238. — Сокольница. — Цветки булавовидные, лопасти рыльца линейные.

Тип: *D. asclepiadea* (L.) Adans.

Секция 1. *Dasystephana*. — Многолетники. Лопасти венчика округлые, на верхушке заостренные. Чашечка перепончатая, цельная или слабо расщепленная, зубцы ее хорошо развитые.

1. D. pneumonanthe (L.) Zuev comb. nov. — *Gentiana pneumonanthe* L. 1753, Sp. Pl. : 228. — *Pneumonanthe vulgaris* F. W. Schmidt, 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 10; Зуев, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

2. *D. triflora* (Pall.) Borkh. 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 26. — *Gentiana triflora* Pall. 1788, Fl. Ross. 2 : 210. — *Pneumonanthe triflora* (Pall.) F. W. Schmidt, 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 10; Зуев, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

3. D. septemfida (Pall.) Zuev comb. nov. — *Gentiana septemfida* Pall. 1788, Fl. Ross. 2 : 202. — *Pneumonanthe fischeri* (P. Smirn.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

4. D. scabra (Bunge) Zuev comb. nov. — *Gentiana scabra* Bunge, 1836, Verz. Alt. : 21.

Секция 2. Frigidae (Kusn.) Zuev comb. nov. — *Gentiana* sect. *Frigidae* Kusn. 1893, Acta Horti Petropol. 13, 1 : 61. — Многолетники. Лопасти венчика треугольные, острые. Чашечка перепончатая, цельная, реже расщепленная, зубцы ее хорошо развитые.

Т и п: **D. frigida (Haenke) Zuev comb. nov.** — *Gentiana frigida* Haenke, 1788, in Jacq., Collect. Bot. 2 : 13.

5. *D. algida* (Pall.) Borkh. 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 26. — *Gentiana algida* Pall. 1788, Fl. Ross. 2 : 214. — *Pneumonanthe algida* (Pall.) F. W. Schmidt, 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 10; Зуев, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

6. *D. glauca* (Pall.) Borkh. 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 26. — *Gentiana glauca* Pall. 1788, Fl. Ross. 2 : 209. — *Pneumonanthe glauca* (Pall.) F. W. Schmidt, 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 10; Зуев, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

Секция 3. *Tretorhiza* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 503. — Многолетники. Лопасти венчика округлые, тупые. Чашечка перепончатая, расщепленная, зубцы ее укороченные.

Т и п: *D. cruciata* (L.) Adans.

7. *D. cruciata* (L.) Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 503. — *Gentiana cruciata* L. 1753, Sp. Pl. : 231. — *Pneumonanthe cruciata* (L.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

Секция 4. Aptera (Kusn.) Zuev comb. nov. — *Gentiana* sect. *Aptera* Kush. 1893, Acta Horti Petropol. 13, 4 : 62. — Многолетники. Лопасти венчика округлые, заостренные. Чашечка перепончатая, расщепленная, зубцы ее от укороченных до развитых.

Т и п: *D. decumbens* (L. fil.) Zuev.

8. D. decumbens (L. fil.) Zuev comb. nov. — *Gentiana decumbens* L. fil. 1781, Suppl. : 174. — *Pneumonanthe adscendens* F. W. Schmidt, 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1 : 10; Зуев, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

9. D. dahurica (Fisch.) Zuev comb. nov. — *Gentiana dahurica* Fisch. 1812, Mém. Soc. Nat. Mosc. 3 : 63. — *Pheumonanthe dahurica* (Fisch.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

10. D. macrophylla (Pall.) Zuev comb. nov. — *Gentiana macrophylla* Pall. 1788, Fl. Ross. 2 : 216. — *Pneumonanthe macrophylla* (Pall.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921.

Род 2. *Gentianopsis* Ma, 1951, Acta Phytotax. Sinica, 1, 1 : 7. — *Gentiana* L. 1753, Sp. Pl. : 227, excl. typo.— Горечавник. — Венчик узковоронковидный, лопасти его с бахромой по краям. Рыльце с расширенными овальными или полукруглыми лопастями.

Т и п: *G. ciliata* (L.) Ma.

Секция 1. *Gentianopsis.* — Многолетники. Нижние листья чешуевидные. Соцветие слабо разветвленное.

1. *G. ciliata* (L.) Ma, 1951, Acta Phytotax. Sinica, 1, 1 : 19. — *Gentiana ciliata* L. 1753, Sp. Pl. : 231.

Секция 2. *Papillosae* Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 922. — Однолетники. Нижние стеблевые листья настоящие. Соцветие сильно разветвленное.

Т и п: *G. barbata* (Froel.) Ma.

2. *G. barbata* (Froel.) Ma, 1951, Acta Phytotax. Sinica, 1, 1 : 8. — *Gentiana barbata* Froel. 1796, *Gentianaceae*: 114.

Подтриба 2. Calathiinae Zuev subtrib. nov. — Calyx actinomorphus, corolla cum plica symmetrica, inflorescentiae paulum ramosae vel flores terminales. — Чашечка актиноморфная, венчик с симметричными складками, соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные.

Т и п: *Calathiana* (Froel.) Delarbre.

Род 3. *Calathiana* (Froel.) Delarbre, 1800, Fl. Auv. ed. 2, 1 : 28. — *Gentiana* L., 1753, Sp. Pl. : 227, p. p., excl. typo. — Калатиана. — Венчик с цилиндрической трубкой, складки двураздельные, лопасти рыльца полукруглые, спаянные.

Т и п: *C. nivalis* (L.) Delarb.

1. *C. uniflora* (Georgi) Holub, 1973, Folia Geobot. Phytotax. 8, 2 : 169. — *Gentiana uniflora* Georgi, 1775, Bemerk. einer Reise, 1 : 204.

Род 4. *Ciminalis* Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 504. — *Gentiana* L. 1753, Sp. Pl. : 227, p. p., excl. typo. — Циминалис. — Венчик воронковидный, складки обычно цельные, лопасти рыльца ланцетные или линейные.

Тип: *C. acaulis* (L.) Moench.

Секция 1. *Speciosae* Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 920. — Многолетники. Лопасти венчика округлые. Цветки одиночные, терминальные. Лопасти рыльца ланцетные.

Тип: *C. grandiflora* (Laxm.) Zuev.

1. *C. grandiflora* (Laxm.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 920. — *Gentiana grandiflora* Laxm. 1774, Nova Acta Acad. Sci. Petropol. 18 : 526.

Секция 2. *Chondrophyllae* (Bunge) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 920. — Однолетники. Лопасти венчика треугольные. Соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные. Лопасти рыльца линейные.

Тип: *C. aquatica* (L.) Zuev.

Подсекция 1. Chondrophyllae (Bunge) Zuev stat. nov. — *Gentiana sect. Chondrophyllae* Bunge, 1829, Mém. Soc. Nat. Mosc. 7 : 231, p. p. — Листья продолговатые или яйцевидно-продолговатые, прилегающие к стеблю.

Тип: тип секции.

1. *C. aquatica* (L.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921. — *Gentiana aquatica* L. 1753, Sp. Pl. : 229.

2. *C. variegata* Zuev, 1986, Бот. журн. 71, 10 : 1406. — *Gentiana leucomelaena* auct. non Maxim.: Гроссг. 1952, Фл. СССР, 18 : 578, p. p.; Иванова, 1979, Фл. Центр. Сиб. 2 : 714; Красноборов, 1979, Опред. раст. юга Красноярского края : 349; Шауло, 1984, Опред. раст. Тувинской АССР : 182, p. p.

3. *C. leucomelaena* (Maxim.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 920. — *Gentiana leucomelaena* Maxim. 1893, Diagn. pl. nov. Asiat. 8 : 33.

4. *C. prostrata* (Haenke) A. et D. Löve, 1975, Bot. Notis. 128, 4 : 517. — *Gentiana prostrata* Haenke, 1789, in Jacq. Collect. Bot. 2 : 66.

Подсекция 2. Reclinatae Zuev subsect. nov. — Folia rotundato-ovata, in apici mucronata, caulis reclinata. — Листья округло-яйцевидные, с острием на верхушке, отогнутые от стебля.

Тип: *Gentiana karelinii* Griseb.-*C. karelinii (*Griseb.) Zuev.

5. C. karelinii (Griseb.) Zuev comb. nov. — *Gentiana karelinii* Griseb. 1845, in DC. Prodr. 9 : 106.

6. *C. riparia* (Kar. et Kir.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921. — *Gentiana riparia* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Mosc. 14 : 706.

7. *C. pseudoaquatica* (Kusn.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921. — *Gentiana pseudoaquatica* Kusn. 1893, Acta Horti Petropol. 13, 4 : 63.

8. *C. squarrosa* (Ledeb.) Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 921. — *Gentiana squarrosa* Ledeb. 1815, Mèm. Acad. Sci. Pètersb. 5 : 520.

Триба 2. *Swertieae* Griseb. 1839, *Gentian.* : 210, p. p. — Большей частью однолетние травы, реже многолетние (род *Swertia*). Цветки трубчатые со сростнолепестным венчиком (*Gentianella, Comastoma*) или колесовидные, с раздельнолепестным венчиком, мелкие, до 20 мм дл. Чашечка травянистая с короткой трубкой. Венчик у большинства видов имеет бахромчатые чешуи, прикрывающие нектарники или зев венчика. Нектарники ямчатые, эпипетальные.

Тип: *Swertia* L.

Подтриба 3. *Swertiinae* Griseb. 1845, in DC. Prodr. 9 : 86, p. p. — Сверциевые. — Соцветия сильно разветвленные. Бахромчатые чешуи, прикрывающие нектарники или зев венчика, с неравными извилистыми бахромками, имеющими жилки.

Род 5. *Gentianella* Moench, 1794, Meth. Pl. : 482. — *Gentiana* L. 1753, Sp. Pl. : 227, p. p., excl. typo. — Горечавочка. — Венчик трубчатый сростнолепе-

стный. Нектарники в виде малозаметных ямок или пятнышек. Лопасти рыльца эллиптические.

Т и п: *G. campestris* (L.) Boern.

Секция 1. *Arctophila* (Griseb.) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 2, 1 : 116. — *Gentiana* sect. *Arctophila* Griseb. 1839, *Gentian.* : 250. — Бахромчатых чешуй при основании лопастей венчика нет. При основании стебля формируются длинные, часто многочисленные цветоносы.

Л е к т о т и п: *G. aurea* (L.) H. Smith.

1. *G. atrata* (Bunge) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 2, 1 : 118. — *Gentiana atrata* Bunge, 1845, in DC. Prodr. 9 : 98.

2. *G. sibirica* (Kusn.) Holub, 1967, Folia Geobot. Phytotax. 2, 1 : 118. — *Gentiana sibirica* (Kusn.) Grossh. 1952, Фл. СССР, 18 : 612. — *Gentiana aurea* var. *sibirica* Kusn. 1904, Мат. Фл. Кавказа, 4, 1 : 388.

Секция 2. *Gentianella.* — При основании лопастей венчика развиты бахромчатые чешуи. Длинные цветоносы в нижней части стебля не образуются.

Т и п: тип рода.

3. *G. amarella* (L.) Boern. 1912, Fl. Deutsche Volk : 542. — *Gentiana amarella* L. 1753, Sp. Pl. : 230.

4. *G. acuta* (Michaux) Hiit. 1950, Mèm. Soc. Fauna. Fl. Fenn. 25 : 76. — *Gentiana acuta* Michaux, 1803, Fl. Bor.-Amer. 1 : 177.

Род 6. *Swertia* L. 1753, Sp. Pl. : 226. — Сверция. — Соцветия сильно разветвленные с ветвистыми паракладиями. Венчик раздельнолепестный, колесовидный. Нектарники в виде парных неглубоких ямок, по краям бахромчатые. Лопасти рыльца почковидные или округлые.

Л е к т о т и п: *S. perennis* L.

Секция 1. *Swertia.* — Многолетники. Листья очередные. Семена округлые, сжатые, с гладкой кожурой, по краю крылатые.

Т и п: тип рода.

1. *S. baicalensis* M. Popov ex Pissjauk. 1961, Бот. мат. (Ленинград) 22 : 213; Попов, 1959, Фл. Сред. Сибири, 2 : 596 (nom. invalid.).

2. *S. obtusa* Ledeb. 1812, Mèm. Acad. Sci. Petersb. 5 : 526.

Секция 2. *Apterae* Pissjauk. 1978, Нов. сист. высш. раст. 15 : 202. — Многолетники с супротивными листьями. Семена угловато-округлые или овальные, кожура морщинисто-бугорчатая.

Т и п: *S. marginata* Schrenk.

3. *S. marginata* Schrenk, 1842, Bull. Acad. Sci. Petersb. 10 : 353. — *S. komarovii* Pissjauk. 1961, Бот. мат. (Ленинград) 21 : 296.

Секция 3. Frasera (Walter) Zuev comb. nov. — *Frasera* Walter, 1788, Fl. Car. : 87. — Однолетники с супротивными листьями. Семена округлые с гладкой кожурой.

Т и п: *Frasera carolinensis* Walter, 1788, Fl. Car. : 87. — **Swertia carolinensis (Walter) Zuev comb. nov.**

4. S. diluta (Turcz.) Zuev comb. nov. — *Sczukinia diluta* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Mosc. 13 : 166. — *Ophelia diluta* (Turcz.) Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3 : 73. — *Frasera diluta* (Turcz.) Toyokuni, 1985, Symb. Asahikaw. 1 : 155.

5. *S. chinensis* (Bunge) Franch. 1885, Bull. Soc. Bot. Fr. 32 : 26. — *Ophelia chinensis* Bunge ex Griseb. 1845, in DC, Prodr. 9 : 126.

Род 7. *Halenia* Borkh. 1796, Arch. Bot. (Roemer) 1, 1 : 25. — Галения. — Соцветие широко-пирамидально-метельчатое, сильно разветвленное. Венчик до половины раздельный, лопасти его вверх направленные. Нектарники в виде полых шпоровидных выростов или неглубоких ямок, располагающиеся в нижней части лопастей венчика. Рыльце с продолговатыми лопастями.

Т и п: *H. sibirica* Borkh.

1. *H. corniculata* (L.) Cornaz, 1897, Bull. Soc. Sci. Nat. Neuch. 25 : 171. — *Swertia corniculata* L. 1753, Sp. Pl. : 227.

Подтриба 4. Anagallidiinae Zuev subtrib. nov. — Inflorescentiae paulum ramosae vel flores terminales. Squamae fimbriatae cum fimbrillis aequalibus laminaribus enervis. — Соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные. Бахромчатые чешуи с равными пластинчатыми бахромками без жилок.

Тип: *Anagallidium* Griseb.

Род 8. *Anagallidium* Griseb. 1839, *Gentian.* : 311. — Соцветия слабо разветвленные. Венчик колесовидный, раздельный до основания. Нектарники расположены у основания лопастей венчика в виде двух зеленых пятнышек. Рыльце с продолговатыми лопастями.

Тип: *A. dichotomum* (L.) Griseb.

1. *A. dichotomum* (L.) Griseb. 1839, *Gentian.* : 312. — *Swertia dichotoma* L. 1753, Sp. Pl.: 227.

Род 9. *Lomatogonium* A. Br. 1830, Flora, 1, 13 : 221. — Ломатогониум. — Соцветия слабо (редко сильно — *L. rotatum*) разветвленные. Венчик колесовидный, раздельный до основания. Нектарники в виде парных ямок у самого основания лопастей венчика, прикрытые пластинчатыми бахромчатыми чешуями. Рыльце не выражено, воспринимающая пыльцевые зерна поверхность образована верхними краями плодолистиков.

Тип: *L. carinthiacum* (Wulfen) A. Br.

1. *L. carinthiacum* (Wulfen) A. Br. 1830, Flora, 1, 13 : 221. — *Swertia carinthiaca* Wulfen, 1781, Jacq. Misc. 2 : 53.

2. *L. rotatum* (L.) Fries. ex Nym. 1881, Consp. Fl. Europ. : 500. — *Swertia rotata* L. 1753, Sp. Pl.: 226.

Род 10. *Comastoma* (Wettst.) Toyokuni, 1961, Bot. Mag. Tokyo, 74: 198. — Комастома. — Соцветия слабо разветвленные или цветки терминальные. Венчик трубчатый сростнолепестный, при основании чашелистиков имеются мешковидные выросты. Нектарники в виде парных ямок, слабо заметные. Бахромчатые чешуи пластинчатые, белые, прикрывают зев венчика по одной или по две у основания лопастей венчика. Лопасти рыльца ланцетные.

Тип: *C. tenellum* (Rottb.) Toyokuni.

Секция 1. *Comastoma.* — В зеве венчика, у основания лопастей, имеются бахромчатые чешуи.

Тип: тип рода.

Подсекция 1. *Pentamera* Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 923. — При основании лопастей венчика по одной бахромчатой чешуе.

Тип: *C. falcatum* (Turcz.) Toyokuni.

1. *C. pulmonarium* (Turcz. ex Ledeb.) Toyokuni, 1961, Bot. Mag. Tokyo, 74 : 198. — *Gentiana pulmonaria* Turcz. ex Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1 : 55.

2. *C. falcatum* (Turcz.) Toyokuni, 1961, Bot. Mag. Tokyo, 74 : 198. — *Gentiana falcata* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Mosc. 15, 2 : 404.

3. C. malyschevii (Zuev) Zuev comb. nov. — *Gentianella malyschevii* Zuev, 1985. Бот. журн. 70, 10 : 1401.

Подсекция 2. *Tetramerae* Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 923. — При основании лопастей венчика по две бахромчатых чешуи.

Тип: тип рода.

4. *C. tenellum* (Rottb.) Toyokuni, 1961, Bot. Mag. Tokyo, 74 : 198. — *Gentiana tenella* Rottb. 1770, Acta Hafn. 10 : 436.

Секция 2. *Neoarctophila* Zuev, 1985, Бот. журн. 70, 7 : 922. — В зеве венчика у основания лопастей нет бахромчатых чешуй.

Тип: *C. azureum* (Bunge) Zuev.

5. C. azuerum (Bunge) Zuev comb. nov. — *Gentiana azurea* Bunge, 1829, Mém. Soc. Nat. Mosc., 7 : 230.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зуев В. В. К систематике сибирских представителей рода *Gentiana* s. l. (*Gentianaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 916—923. — *Зуев В. В.* Семейство горечавковые (*Gentianaceae* Juss.) в Сибири (систематика, хорология) : Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 16 с. — *Николаева Г. Г., Глызин В. И., Патудин А. В.* Химический состав некоторых видов горечавок // Оценка биологической активности растений Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во БФ СО АН СССР, 1985. С. 104—113. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с. — *Hostettman K., Wagner H.* Xanthone glycosides // Phytochemistry. 1977. Vol. 16, N 7. P. 821—829. — *Hostettman K., Jacot-Guillarmod A.* Contribution to the phytochemistry of genus *Gentiana* // Phytochemistry. 1978. Vol. 17, N 12. P. 2083—2086.

Центральный Сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 20 III 1986.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33 (470.21)

Н. А. Константинова

НОВЫЕ НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ ПЕЧЕНОЧНИКОВ ИЗ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ (СЕВЕРО-ЗАПАД СССР)

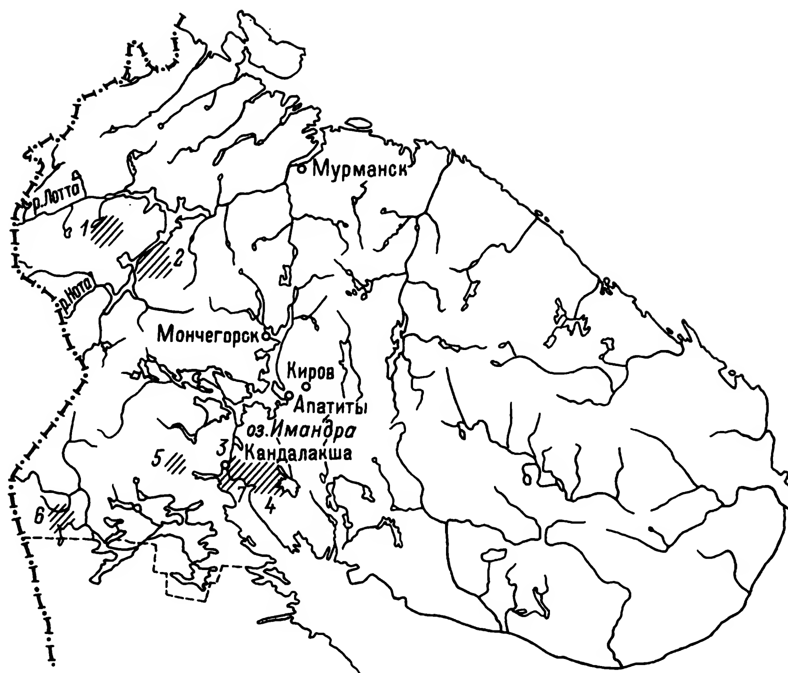
N. A. KONSTANTINOVA. NEW FINDINGS OF RARE LIVERWORTS FROM THE MURMANSK REGION (THE NORTH-WEST OF THE USSR)

Приводятся новые местонахождения в Мурманской обл. 16 редких видов печеночников, из которых *Nardia japonica* и *Dichiton integerrimum* впервые зарегистрированы в области.

В последние 4 года группа бриологов Полярно-альпийского ботанического сада Кольского научного центра АН СССР занималась изучением флоры мохообразных запада Мурманской обл. Были обследованы ранее не посещавшиеся бриологами массивы Лавна-тундра и Чильтальд, Кандалакшские и Колвицкие горы, о-в Олений (Кандалакшский залив), а также более или менее хорошо изученный юго-запад области (см. рисунок). Определение всех образцов пока не завершено, однако при частичном просмотре собранного материала удалось выявить много редких и интересных видов. В частности, обнаружено 2 новых для области, редких в мире печеночника, найдены новые точки нахождения некоторых редких реликтовых видов, в значительной степени изменилось представление о распространении в области целого ряда видов.

Nardia japonica Steph. Первая находка в области, вторая в Европе. Собрана у подножия склона северной экспозиции горы Лавна-тундра в долине оз. Ловно (высота около 200 м над ур. м.) на песчаной почве по краю колеи заброшенной дороги в заболоченном сосновом кустарничково-моховом лесу (198/1, 5 VIII 1987). В образце имеется масса растений с антеридиями и несколько экземпляров с зачаточными периантиями, т. е. растения несомненно двудомные, и не остается сомнений в правильности идентификации вида. В рыхлом ковре нардии, стелющейся по субстрату, изредка встречаются отдельные экземпляры *Oligotrichum hercynicum* (Hedw.) DC. Еще совсем недавно *Nardia japonica* рассматривалась как исключительно восточно-азиатский вид. Она была описана из Японии, затем собрана неоднократно на севере Дальнего Востока (Váňa, 1976; Абрамова и др., 1985; Афонина, Дуда, 1987). Неожиданная находка вида на Среднем Тимане (Шляков, 1980б) резко изменила представления об ареале вида. Местонахождение его на западе Мурманской обл. подтверждает евразиатский характер распространения вида и является пока самым западным. Интересно отметить, что оба европейских местонахождения вида приурочены к нарушенным местообитаниям, в частности обочинам старых дорог. Несомненно, что дальнейшее бриологическое изучение территории СССР приведет к новым находкам вида.

Dichiton integerrimum (Lindb.) Buch. Первая находка вида в Мурманской обл., третья в СССР. Обнаружен в долине р. Онтонйоки (юго-запад Мурманской обл.) на обочине проселочной дороги (К 74/3, 12 VIII 1986). Образец представляет собой плотные низкие дерновины в основном без примеси других видов, лишь по краю с незначительной примесью *Blasia pusilla* L. Большинство



Картосхема Мурманской обл. с обозначением районов, обследованных после 1984 г.

1 — Лавна-тундра, *2* — массив Чильтальд, *3* — Кандалакшские горы, *4* — Колвицкие горы, *5* — окрестности горы Гремяшки, *6* — юго-запад области, *7* — о-в Олений (Кандалакшский залив Белого моря).

растений имеет зрелые периантии. Несомненно, редкий вид, встречающийся в Центральной и Северной Европе и Северной Америке. До нашей находки был известен в СССР только из 2 мест: с Карельского перешейка и Среднего Тимана (Шляков, 1979). Вероятно, *Dichiton integerrimum* распространен несколько шире, но остается незамеченным при сборах из-за своих мельчайших размеров.

Haplomitrium hookeri (Sm.) Nees. Впервые в Мурманской обл. был найден Е. Н. Андреевой (Андреева, 1982). Недавно посчастливилось собрать его в долине оз. Ловно на берегу ручья на песчано-илистой почве (204/7, 5 VIII 1987). Было относительно легко определить вид даже в поле благодаря ярко-оранжевым антеридиям, сконцентрированным на верхушках побегов. Этот редкий в Европе и Северной Америке вид до настоящего времени был известен в СССР только с Карельского перешейка и из Карпат (Шляков, 1976).

Protolophozia elongata (Steph.) Schljak. Несомненно, редкий вид, встречающийся в Центральной и Северной Европе и Гренландии (Шляков, 1980а). В СССР был известен только из 3 пунктов в Мурманской обл. (Шляков, Константинова, 1982). В 1987 г. обнаружен в массиве Лавна-тундра на берегу лесного озерка на почве, покрывающей камень, отдельными растениями среди *Nardia geoscyphus* (De Not.) Lindb., *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dum., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. и в 1988 г. — в массиве Чильтальд на берегу левого притока р. Чиль, в нескольких образцах единичными экземплярами среди других печеночников: *Blepharostoma trichophyllum, Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees, *Tritomaria quinquedentata* (Huds.) Buch, *Nardia geoscyphus*, *Leiocolea heterocolpos* (Thed.) Buch. Следует подчеркнуть, что в массиве Чильтальд вид отмечен не только на сырой торфянистой почве, что для него типично (Schuster, 1969; Шляков, 1980а), но и на гниющей древесине в переувлажненных условиях.

Massularia laxa (Lindb.) Schljak. — редкий вид в Европе и Северной Америке. В СССР ранее был известен только из 4 точек: Мурманская обл. (близ г. Апатиты), Карельский перешеек, Средний Тиман и п-ов Таймыр (Шляков, 1980а). В 1986 г. удалось собрать его на юго-западе области на левом берегу оз. Ниваярви в комплексном мезо-олиготрофном болоте на отмершем сфагне. В 1988 г. *Massularia laxa* был обнаружен на о-ве Олений в Кандалакшском заливе Белого моря в комплексном мезо-олиготрофном болоте среди *Mylia anomala* (Hook.) S. Gray.

Намного шире распространенными в области оказались некоторые бореальные виды, находящиеся в Мурманской обл. на северном пределе своего распространения. Так, *Radula complanata* (L.) Dum. выявлена в массивах Лавна-тундра и Чильтальд, что примерно на 200 км севернее ранее известных ее местонахождений на юге и юго-западе области (ущелье Пюхякуру, п-ов Турий). *Geocalyx graveolens* (Schrad.) Nees, собранный ранее только на п-ве Турий, найден в последние годы в Кандалакшских горах, на юго-западе области, а также в массивах Чильтальд и Лавна-тундра. *Conocephalum conicum* (L.) Dum., *Liochlaena lanceolata* Nees, *Lophocolea heterophylla* (Schrad.) Dum. кроме известных до настоящего времени нескольких точек нахождения (Шляков, Константинова, 1982) обнаружены в Кандалакшском и Лавна-тундра массивах, а также на о-ве Олений в Кандалакшском заливе Белого моря.

Не такими редкими в области, как представлялось ранее, оказались некоторые океанические и субокеанические виды. Например, *Hygrobiella laxifolia* (Hook.) Spruce — редкий вид, приводящийся нами ранее только для п-ва Рыбачий и Хибинских и Ловозерских гор, найден в последние 4 года в массивах Чильтальд и Лавна-тундра, в Колвицких горах и на юго-западе области (берег р. Рябиновой). *Cladopodiella francisci* (Hook.) Jørg., *Marsupella boeckii* (Aust.) Lindb. в дополнение к известным прежде точкам нахождения (Шляков, Константинова; 1982) обнаружены в массивах Лавна-тундра и Чильтальд. В Лавна-тундра и Кандалакшских горах неоднократно была зарегистрирована *Mylia taylori* (Hook.) S. Gray. И, наконец, 2 очень редких в области арктоальпийских вида *Scapania spitsbergensis* (Lindb.) K. Müll и *Moerckia blyttii* (Mörch) Brockm. были собраны в Лавна-тундрах, а последний вид также в массиве Чильтальд.

Практически во всех обследованных районах удалось собрать такой считавшийся редким вид, как *Massularia grandiretis* Lindb.

В заключение хочу поблагодарить Р. Н. Шлякова и чешского бриолога И. Ваню, ознакомившихся с образцом *Nardia japonica* и подтвердивших мое определение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Афонина О. А., Дуда Й. Печеночные мхи Чукотского полуострова. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. 40 с. — *Андреева Е. Н.* Распространение мохообразных в сосновых лесах Мурманской области при атмосферных загрязнениях // Первый советско-американский симпозиум по проекту 02.03.—21 «Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями»: Тез. докл. Таллинн, 1982. С. 111—113. — *Афонина О. М., Дуда Й.* Материалы к флоре печеночных мхов бассейна реки Анадырь. 2 // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 193—197. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи севера СССР. Л.: Наука, 1976. Вып. 1. 90 с.; 1979. Вып. 2. 191 с.; 1980а. Вып. 3. 188 с. — *Шляков Р. Н.* Новые интересные находки печеночников из северных районов СССР // Нов. сист. низш. раст. 1980б. Т. 17. С. 235—241. — *Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1982. 227 с. — *Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America. New York; London, 1969. Vol. 2. 1068 p. — *Váňa J.* Studien über die *Jungermannioideae* (*Hepaticae*). // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1976. 11, 4.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольского научного центра АН СССР,
Кировск.

Получено 15 XII 1988.

УДК 581.9 (470.43) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

С. В. Саксонов, Н. Н. Цвелев

НАХОДКИ НОВЫХ ДЛЯ ФЛОРЫ ЖИГУЛЕВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА ВИДОВ ЗЛАКОВ (*POACEAE*)

S. V. SAKSONOV, N. N. TSVELEV. FINDINGS OF THE GRASS SPECIES (*POACEAE*) NEW FOR THE FLORA OF THE ZHIGULI STATE RESERVATION

Приводится 6 видов злаков, впервые обнаруженных в Жигулевском заповеднике и являющихся флористическими новинками также для Самарской Луки и Куйбышевской обл.

Жигулевские горы со времени П. С. Палласа (1773) привлекают внимание натуралистов. Несмотря на высокий уровень флористической изученности территории (Кудинов, Саксонов, 1988), почти каждый год приносит новые находки. В июле 1988 г. авторы совершили несколько экскурсий в Жигулевском государственном заповеднике (ЖГЗ), обнаружив при этом несколько видов, новых для флоры ЖГЗ и Куйбышевской обл. и представляющих интерес в ботанико-географическом отношении. Собранный материал по этим видам хранится в Гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде (LE), дублеты — в Гербарии ЖГЗ.

Cinna latifolia (Trev.) Griseb. ЖГЗ, кварт. 57, овраг Медвежьи Сосны, по тенистому дну оврага, 25 VIII 1988, С. Саксонов, Н. Цвелев. Обнаружен в системе оврагов древнейшей Бахиловской долины, где встречается отдельными особями и группами по 10—30 экз. под пологом снытево-лещиновых липняков и осинников. Стоит отметить, что в этих же оврагах встречается целая группа реликтовых видов, имеющих изолированное местонахождение в Жигулях, среди которых недавно выявленные *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée (Саксонов и др., 1987) и *Corydalis intermedia* (L.) Merat (Саксонов, 1987), а также *Circaea alpina* L. Последний вид, обнаруженный нами по дну оврага Медвежьи Сосны, не собирался в Жигулях последние 50 лет и считался здесь вымершим. В Жигулях *Cinna latifolia* также произрастает вполне изолированно от основного ареала, и обнаруженное местонахождение, по-видимому, является самым южным в европейской части СССР, исключая Урал. Ближайшие к Жигулям местонахождения этого вида находятся в Мордовской АССР (Мордовский заповедник, влажная просека в сосняке, 24 VIII 1981, Н. Захмылова — LE) и в Татарской АССР: окр. г. Елабуги (Марков, 1979) и Раифский участок Волжско-Камского заповедника (Список. . ., 1968). *C. latifolia* — сибирско-североамериканский таежный вид, вероятно, проникший в Европу лишь в конце плейстоцена. Будучи очень требовательным к плодородию почвы, позднее он значительно сократил свой ареал, сохранившись преимущественно в местах выходов известняка и близких к нему пород. Может быть принят за плейстоценовый реликт флоры Жигулей.

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. ЖГЗ, в 3 км западнее пос. Бахилова Поляна, на правом берегу Волги, 11 VII 1988, С. Саксонов, Н. Цвелев. В Жигулях пока единственное местонахождение этого вида, распространенного главным образом на севере европейской части СССР, Урале, в Сибири и Казахстане. Найден на небольшой поляне среди лиственного леса, растущего на невысокой каменистой террасе правого берега Волги у подножья сев. склона Главного Жигулевского хребта. Жигули, р. Сура и Галичья гора, по-видимому, являются наиболее южными, изолированными местонахождениями этого вида в европейской части СССР, исключая Урал.

Elytrigia trichophora (Link) Nevski ЖГЗ, остепненный луг, на плато Главного Жигулевского хребта, 16 VII 1980, С. Саксонов. В ЖГЗ известен только с одного местонахождения, где образует заросль площадью до 200 м^2. Одно из наиболее

северных местонахождений этого южностепного вида. Ближайшие к нему местонахождения: Теренгульский р-н Ульяновской обл. (Благовещенский и др., 1984), Шемышейский р-н Пензенской обл. (Солянов, 1969) и Хвалынский р-н Саратовской обл. (Цвелев, 1964). Очень близкий к нему вид *E. intermedia* (Host) Nevski обычен по всей территории ЖГЗ.

Festuca polesica Zapal. ЖГЗ, о-в Середыш в пойме Волги, песчаный холм у опушки сосняка, 10 VI 1986, С. Саксонов, В. Вехник; там же, 12 VII 1988, С. Саксонов, Н. Цвелев. В ЖГЗ известен только с этого места, где встречается в большом количестве по склонам прируслового песчаного вала на опушке сосняка. Восточно-европейский облигатно псаммофильный вид, распространенный преимущественно в пределах лесной зоны и полосе лесостепи от Полесья до Заволжья. В восточной части ареала известен из Татарской АССР (Марков, 1979), Башкирии (Алексеев, 1975), Ульяновской обл. (Благовещенский и др., 1984), изолированно встречается в Бузулукском бору Оренбургской обл. (Цвелев, 1974).

Hierochloë stepporum P. Smirn. ЖГЗ, о-в Середыш в пойме Волги, прирусловый вал в южной части острова на опушке сосняка, 17 VII 1988, С. Саксонов, Н. Цвелев. Единственное местонахождение этого вида в ЖГЗ является одним из наиболее северных в европейской части СССР, западнее встречается на песчаных террасах в бассейне р. Оки.

Koeleria sabuletorum (Domin) Klok. ЖГЗ, о-в Середыш в пойме Волги, остепненный сосняк на песчаной гриве, 10 VI 1986; там же, 17 VII 1988, С. Саксонов, Н. Цвелев. Единственное местонахождение в ЖГЗ является наиболее северным в европейской части СССР. Близкий вид — *K. glauca* (Spreng.) DC., характерный для песков лесной зоны, в ЖГЗ не встречается.

В ЖГЗ собраны также ранее не указывавшиеся для него виды злаков: *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Phleum nodosum* L., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb, не являющиеся редкими растениями в Среднем Поволжье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Узколистные овсяницы европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 11—43. — *Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С.* и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Кудинов К. А., Саксонов С. В.* Состояние и перспективы изучения флоры Жигулевского заповедника // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 68—69. — *Марков М. В.* Злаки (*Gramineae*) // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. С. 45—79. — *Паллас П. С.* Путешествие по разным провинциям Российской империи. Ч. 1. СПб., 1773. 605 с. — *Саксонов С. В.* Семь видов высших растений Самарской Луки, новых для флоры Куйбышевской области // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1401—1403. — *Саксонов С. В., Чап Т. Ф., Терентьева М. Е.* Новые виды флоры Жигулевского заповедника // Редкие виды растений в заповедниках. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987. С. 109—115. — *Солянов А. А.* Флора и растительность Пензенской области и некоторые вопросы их рационального использования // Учен. зап. Пензен. пед. ин-та. Пенза, 1969. Вып. 10. С. 128—174. — *Список* сосудистых растений Раифского леса, составленный Л. И. Васильевой и А. Д. Плетневой-Соколовой // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань, 1968. С. 40—90. — *Цвелев Н. Н.* Злаки (*Poaceae*) // Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. С. 770—805. — *Цвелев Н. Н.* Семейство злаки (*Poaceae*) // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. С. 117—368.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 XII 1989.

УДК 582.736.7(479) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

Ю. Р. Росков

AMORIA PALLESCENS (*FABACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

Yu. R. ROSKOV. *AMORIA PALLESCENS* (*FABACEAE*) — A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Приводятся сведения о находке в Восточных Карпатах и диагноз нового для флоры СССР вида клевера *Amoria pallescens* (=*Trifolium pallescens*).

В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, LE) обнаружены сборы ранее не приводившегося для флоры СССР южноевропейского альпийского вида *Amoria pallescens* (Schreb.) C. Presl (=*Trifolium pallescens* Schreb.).

Amoria pallescens (Schreb.) C. Presl, 1832, Symb. Bot. 1 : 47. — *Trifolium pallescens* Schreb. 1804, in Sturm, Deutschl. Fl. 1, 4, 15: sine pag. — *T. glareosum* Schleich. 1812, Cat. Pl. Helv. ed. 4 : 35.

Стержнекорневой дернистый многолетник. Стебли простертые или восходящие, никогда не укореняющиеся в узлах, 5—15 см выс. Прилистники пленчатые, яйцевидно-треугольные; листочки от округлых до эллиптических, 0.5—1.5×0.4—1.2 см, с резко выступающими жилками, голые. Соцветия шаровидные, 1.5—2.5 см в диам. Цветки 1—1.2 см дл., на цветоножках, по отцветании отгибающихся книзу; чашечка колокольчатая, 0.4 см дл., ее верхний зубец в 2 раза длиннее нижнего и в 1.5 раза длиннее трубки; венчик белый или бледно-розовый, при высыхании темно-коричневый; флаг свободный, яйцевидный; крылья в 2 раза крупнее лодочки. Бобы 2—3-семянные; семена округлые, 1—1.2 мм в диам., с выступающим корешком, темно-коричневые. Цв. VII—VIII, пл. VIII—IX.

На известняково-песчаниковых скалах на высоте 1500—2000 м над ур. м.

Восточные Карпаты: Закарпатская обл., хр. Свидовец, на вершине горы Близница, в 18—20 км к юго-западу от г. Ясиня, 29 VII 1975, № 418, Н. Цвелев (LE).

Общее распространение. Горные области Франции, ФРГ, Швейцарии, Австрии, Италии, Югославии, Болгарии, Румынии.

От близкого вида *A. repens* (L.) C. Presl (=*Trifolium repens* L.) отличается стеблями, никогда не укореняющимися в узлах, хорошо развитым главным корнем, в среднем более мелкими листочками с резко выступающими жилками как на нижней, так и на верхней поверхности, цветками, значительно буреющими при высушивании, и крыльями, в 2 раза превышающими по величине лодочку (у *A. repens* крылья и лодочка примерно одинаковые).

Вероятный тип этого вида выделен нами из гербария H. Schrader (LE) с этикеткой «*Trifolium pallescens* Wulfenii est.». В протологе J. Schreber указывает, что именно A. F. von Wulfen предоставил ему гербарные материалы, послужившие основой для описания *Trifolium pallescens*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Sturm J. Deutschlands Flora ... Nürnberg, 1804. Abt. 1. Bd 4, Hf 15. 262 S. — *Zohary M., Heller D.* The genus *Trifolium.* Jerusalem, 1984. 606 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 XII 1989.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.72

Т. Л. Андриенко

БОТАНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗАПОВЕДНОГО ДЕЛА НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

T. L. ANDRIYENKO. BOTANICAL ASPECTS OF WORKS IN RESERVATIONS AT THE PRESENT STAGE

Основными проблемами заповедного дела в ботаническом аспекте в настоящее время являются разработка стратегии режимов охраны фитосистем, научных основ формирования и оценки сети природно-заповедных территорий, научно-методические проблемы проведения ботанических исследований в заповедниках. Предлагаются подходы к решению этих проблем.

Заповедное дело — самостоятельный и важный раздел системы государственных мероприятий по охране природы, направленный на сохранение в естественном состоянии природных комплексов и отдельных компонентов природы путем установления на них специального режима. В заповедном деле, комплексном по своей природе, четко прослеживаются несколько аспектов, связанных между собой: научный, правовой, организационный и др. Некоторые исследователи (Филонов, 1986) считают, что заповедное дело, находящееся на стыке ряда наук, становится самостоятельной научной дисциплиной, имеющей объект исследования, свои методы, специфическую задачу и цель. За рубежом появился термин conservation biology — часть биологической науки, связанной с разработкой принципов сохранения и восстановления естественных экосистем.

Прежде всего следует отметить, что в настоящее время существует две трактовки термина «заповедное дело». В более узком понимании он трактуется лишь по отношению к объектам, имеющим права землепользования (Сыроечковский, Штильмарк, 1986), — это заповедники и частично национальные парки в их абсолютно заповедных зонах. Такое понимание данного термина отражается в тематике научных совещаний, в направлении публикаций. Второе, более широкое понимание относит это понятие ко всем территориям, на которых установлен режим охраны. Оно широко распространено в некоторых республиках, например Украинской ССР, где существует официальный термин «природно-заповедный фонд», и принимается рядом авторов — В. Л. Рашеком (1975), В. В. Петровым (1980), А. М. Краснитским (1983). Обе трактовки, касаясь разных групп объектов, имеют право на существование, однако в перспективе желательно унифицирование терминологии.

Основными проблемами заповедного дела в ботаническом аспекте являются сейчас разработка стратегии режимов охраны фитосистем, научных основ формирования и оценки сети природно-заповедных территорий, научно-методические проблемы проведения научных, в том числе ботанических, исследований в заповедниках.

Вопрос о стратегии режимов охраны фитосистем должен быть рассмотрен в связи с вопросом о том, какую основную цель мы преследуем, создавая заповедники. Широко распространенное мнение о том, что заповедники создаются в первую очередь для охраны генофонда и ценофонда, в настоящее время

целесообразно подвергнуть научному обсуждению. При формировании и становлении заповедного дела в России (а далее — в СССР) у истоков его стояли Г. А. Кожевников, И. П. Бородин, А. П. Семенов-Тян-Шанский, Г. Ф. Морозов, И. К. Пачоский. Периодом становления заповедного дела можно считать 1919—1930 гг. Сейчас мы все чаще обращаемся к 20-м годам, заложившим многие важные направления нашей культуры, литературы, экономики, которые позже были безосновательно отвергнуты. В полной мере это относится и к заповедному делу. Кожевников (1925, 1928), развивавший тогда программно-методические вопросы заповедного дела, указывал, что при планировании научных работ и разработке программ следует иметь в виду, что конечная цель, которую преследует заповедник, — познание законов эволюции органического мира. Главным условием получения объективного фактического материала является необходимость невмешательства человека в природу. Необходимо обеспечить преемственность этих длительных и постоянных исследований. В тот период были заложены методические основы создания «Летописи природы».

К сожалению, последующие десятилетия характеризовались преобразовательными тенденциями, а с 1951 до 60-х годов — почти полным спадом исследований. Именно тогда стали появляться и поддерживаться антиэкологические понятия о «ведущих», «ценных», с одной стороны, и второстепенных — с другой, видах и сообществах. В РСФСР имел место сильный уклон в сторону охраны и разведения в заповедниках промысловых животных.

В 1970—1980-х гг. происходит восстановление принципов заповедного дела, развитие в нем экологических подходов. Большое значение имело появление сборника «Вопросы охраны ботанических объектов» (1971) с программной статьей Е. М. Лавренко. Вопросы направленности научных исследований в заповедниках и разработки режима охраны нашли свое развитие в ряде региональных работ, среди которых в первую очередь следует назвать «Растительный мир охраняемых территорий» (1978), серию «Заповедники Белоруссии», «Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии» (1980). В 1984 г. была организована Комиссия по координации научных исследований в государственных заповедниках СССР, возглавляемая акад. В. Е. Соколовым, и ею подготовлены два первых сборника: «Итоги и перспективы заповедного дела в СССР» (1986), «Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках» (1988).

Таким образом, в настоящее время происходит активное формирование принципов заповедного дела, в том числе стратегии режима охраны. Этот вопрос приобрел сейчас значительную актуальность и остается в значительной мере неразрешенным. Рассмотрим сложившуюся ситуацию на примере заповедников УССР. Вышеуказанные негативные тенденции послевоенного периода на Украине были усугублены сильной трансформацией растительного покрова республики (сохранилось лишь 32 % естественной растительности), ведомственной разобщенностью заповедников (12 заповедников УССР подчинены 6 ведомствам), отсутствием в республике научного центра по заповедному делу. В УССР в связи с этим большое развитие получили тенденции охраны отдельных компонентов (называемых типичными, зональными, редкими и т. д.) и создания условий для их оптимального развития, часто в ущерб другим компонентам экосистем.

Особенно остро стоит вопрос с режимом охраны в заповедниках травяных сообществ, в первую очередь степных. Установлено (Осичнюк, 1973; Семенова-Тян-Шанская, 1978, 1981), что для сохранения степных сообществ, в первую очередь плотнодерновинных злаков, необходимо периодическое отчуждение накапливаемой ими биомассы путем проведения сенокошения или умеренного выпасания. Это обеспечивает сохранение гено- и ценофонда растительного мира. Однако практическое осуществление сенокошения в филиалах Украинского государственного степного заповедника «Хомутовская степь» и «Михайловская целина» на части их территории показало, что при этом сильно повреждаются

зоокомпоненты степных экосистем и их почвенный покров (Арманд, 1987). Это нарушает принцип необходимости комплексного экологического подхода при установлении заповедного режима, равенства всех компонентов экосистем заповедников для их сохранения. Несомненно, что при проведении выкашивания части территории механическими орудиями воздействие оказывается и на невыкашиваемую часть, прежде всего созданием «фактора беспокойства» и заносом семян «поддерживаемых» видов. Поэтому и значение не затронутой непосредственно сенокошением части территории как полигона для наблюдения за естественными сменами степной растительности также снижается.

Замена сенокошения выпасом на наших небольших по площади степных заповедниках может быть осуществлена лишь при обнесении их сеткой, что и при ее установке, и при использовании бесспорно нарушит целостность экосистемы. Сейчас некоторые исследователи высказывают сомнение в целесообразности такого способа отчуждения биомассы, так как ранее на степные сообщества влияло вытаптывание постоянно мигрирующих стад животных, а условия небольшого участка превращают проживание животных на нем по сути в полуневольное содержание. Кроме того, следует учитывать избирательность поедания животными компонентов травостоя (Абатуров, Магомедов, 1988).

Проблема сохранения современного состава и строения сообществ при заповедном режиме, с одной стороны, и нарушения при этом других компонентов экосистем, с другой, существует и для других типов травяной растительности — лугов, некоторых категорий болот и т. д. Например, в филиале Карпатского заповедника «Долина нарциссов» на участке заболоченного луга охраняются самые большие по площади в Украинских Карпатах популяции *Narcissus angustifolius* Curt. Участок был вначале заказником и выкашивался. После того как он стал филиалом заповедника, сенокошение было прекращено и численность популяций *N. angustifolius* снизилась, так как началось восстановление лесного покрова (Кричфалуший, 1988). В настоящее время проводится не только сенокошение, но и корчевание кустов ивы на этом участке. Популяции *N. angustifolius* увеличили свою территорию и численность. Однако данные зоологов, имеющиеся в Карпатском заповеднике, показывают, что одновременно резко сократилась численность некоторых зоокомпонентов — в первую очередь орнитофауны и некоторых групп насекомых. Болота Полесского заповедника при естественном развитии зарастают лесом (Попович, Балашов, 1983), и тут тоже существует научная дилемма — либо сохранять существующие типичные для Полесья болотные сообщества с редкими видами (*Drosera intermedia* Hayne, *Dactylorhiza traunsteineri* (Saut.) Soó, *Salix lapponum* L. и др.), либо вести наблюдение за естественным развитием сообществ, идущим в направлении закустаривания и залесения.

Ряд проблем существует в охране лесных сообществ, главным образом в вопросах проведения рубок в лесах заповедников, которые, с одной стороны, бывают направлены на «поддержание» так называемых ценных пород деревьев, например дуба, тисса ягодного, пихты и т. д., а с другой — на уход за культурами на территории заповедников. Лесные культуры имеются на территориях всех лесных заповедников Украины — Полесского, Каневского, Расточье, Карпатского. Лесоводами сейчас еще не решен вопрос о том, возможно или нет (и с какого возраста для разных пород) отказаться от проведения санитарных рубок в заповедниках и предоставить лесным культурам самостоятельно формироваться в более или менее близкие к природным сообщества. Вероятно, значительную роль будет играть то, насколько имеющиеся культуры отвечают составу лесных пород естественных насаждений данного региона. Особого рассмотрения требует вопрос о судьбе насаждений пород-интродуцентов в заповедниках.

Все эти проблемы в настоящее время решаются спонтанно, общая стратегия охраны сообществ при разном природоохранном режиме не разработана. Нам

представляется, что при решении этих вопросов могли бы быть использованы следующие подходы.

1. Максимально возможное перенесение регуляторных мероприятий с заповедников на объекты других категорий, для чего необходимы: а) инвентаризация сообществ (типичных и редких) в заповедниках и на объектах других категорий; б) выявление сообществ, имеющихся только в заповедниках; в) выделение среди них сообществ, требующих регуляции. Только после этого может быть поднят вопрос о проведении регуляторных мероприятий для их охраны на территории заповедников.

2. Выделение на территориях заповедников участков с перечисленными сообществами, прежде всего редкими для региона.

3. Перевод части филиалов заповедников с преобладанием травяной растительности в новый ранг, допускающий направленное воздействие для сохранения цено- и генофонда. Это может быть предлагаемый рядом исследователей регулируемый заповедник (имеющий свое Положение, предусматривающее научно обоснованные мероприятия) либо же заказник союзного значения, подчиненный заповеднику и контролируемый им. Следует отметить, что стремление ученых создать именно заповедник в ряде случаев объясняется не необходимостью полной охраны, а тем, что только при таком статусе возможна реальная охрана. Типичным примером является вышерассмотренный филиал Карпатского заповедника «Долина нарциссов».

4. Выделение на территории заповедника участков, на которых растительный покров или другие компоненты экосистемы нуждаются в определенных регуляторных воздействиях (эти воздействия должны быть научно обоснованы и проводиться под строгим контролем). От зонирования, неприемлемого для заповедников, природоохранное устройство отличается своей целью (научно обоснованное сохранение экосистем), отсутствием каких-либо хозяйственных устремлений, постепенным уменьшением площадей, которые будут нуждаться в регуляторном воздействии.

В формировании сети природно-заповедных территорий определенных регионов можно выделить несколько этапов: 1) организация разрозненных природно-заповедных территорий для охраны отдельных ценных компонентов экосистем; 2) создание сети объектов, основанной на ботанико-географических подходах; 3) проведение созологической оценки созданной сети по комплексу параметров; 4) формирование с учетом этой оценки сети, основанной на экологических подходах.

В большинстве регионов европейской части СССР, в том числе и на Украине, формирование природно-заповедной сети находится на 2-м этапе либо на переходе к 3-му.

Опыт проведенной нами созологической оценки природно-заповедных территорий по ботаническим критериям показал, что приоритетными критериями в этом направлении являются: типичность (репрезентативность) их растительного покрова и флоры; редкость (уникальность) их растительного покрова и флоры; народнохозяйственная значимость растительного мира данных территорий.

Типичность (репрезентативность) может быть оценена по следующим параметрам.

Ландшафтно-ценотическая репрезентативность (охват объектом площади естественной растительности региона). Ее целесообразно учитывать для территорий значительной площади (свыше 1000 га). Этот параметр может быть установлен по соотношению площади естественной растительности охраняемой территории к сохранившейся площади естественной растительности региона (в процентах) — желательно в ранге геоботанического округа или района.

Ценотическая репрезентативность (охват объектом классификационных единиц растительности относительно общего «набора» этих единиц для

региона (геоботанического округа, района)). При этом важно учитывать не только наличие, но и соотношение площадей синтаксонов.

Флористическая репрезентативность (охват объектом флористического богатства региона). Она может быть выражена в процентном отношении количества произрастающих на природно-заповедных территориях видов к общему числу видов в регионе. Важное значение имеет установление общей флористической репрезентативности природно-заповедных территорий по отношению к флоре республики.

Редкость (уникальность) растительного мира природно-заповедных территорий может быть оценена по следующим направлениям.

Ландшафтная уникальность применительно к растительному миру может рассматриваться и оцениваться в тех случаях, когда речь идет об уникальном природном комплексе со специфическим сочетанием растительности или особым флористическим комплексом. В перспективе необходимо выделение ландшафтов (и их растительных комплексов), редких и уникальных для всей территории СССР, его европейской части и отдельных регионов. В Украинской ССР примерами уникальных для республики растительных комплексов являются комплексы «Гор Артема» в Донецкой обл. (выходы мелов со специфической растительностью), болотного массива Сырая Погоня в Ровенской обл. (единственное в УССР грядово-мочажинное болото), Словечанско-Овручской возвышенности (реликтовый кряж на Полесской низменности с наличием горных элементов) и некоторые другие.

Ценотическая редкость и уникальность могут быть оценены по представленности на охраняемых территориях редких сообществ. В Украинской ССР они приведены в «Зеленой книге Украинской ССР» (1987), включающей 127 синтаксонов разных рангов. В перспективе на основе ее необходимо создание списка редких сообществ для отдельных регионов республики.

Флористическая редкость и уникальность могут быть оценены по следующим параметрам: представленности эндемичных, реликтовых, пограничноареальных видов, а также видов, находящихся под охраной государства, занесенных в «Красные книги» (СССР и республик), и видов, охваченных местной охраной (в УССР — в областях).

В сущности по научной значимости эти 2 группы видов в определенной (и значительной) степени перекрываются, так как в «Красные книги» должны заноситься реликтовые и эндемичные виды. Однако этот принцип не всегда соблюдается (он был в значительной мере нарушен в 1-м издании «Червоної книги Української РСР» (1980), кроме того, «Красные книги» включают не только редкие, но и исчезающие виды. В связи с этим, хотя данные «Красных книг» должны учитываться в первую очередь, ориентация лишь на них нецелесообразна.

Особо должны быть выделены заповедные территории, являющиеся единственным местопроизрастанием редких, реликтовых и эндемичных видов либо их единственным охраняемым местонахождением. Они должны быть на особом учете при организации практического ведения «Красной книги». К ним, например, в УССР относится заказник «Куболач» в Крымской обл. (единственное охраняемое местонахождение *Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova), филиал Украинского государственного степного заповедника «Каменные Могилы» (единственные охраняемые местонахождения узких эндемиков *Achillea glaberrima* Klok. и *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop., а также реликтового вида *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray), Бущанский заказник в Ровенской обл. (единственное охраняемое местонахождение *Liparis loeselii* (L.) Rich.) и некоторые другие.

Для установления флористической редкости и уникальности необходимо составление картотеки местонахождений редких, реликтовых и эндемических видов на природно-заповедных территориях. В первую очередь это необходимо для видов, занесенных в «Красные книги», так как совершенно справедлива

высказанная А. К. Скворцовым (1988) мысль о том, что «Красная книга» немыслима в изоляции от всей системы природоохранной деятельности. В дальнейшем должен вестись контроль за состоянием популяций и оценка значимости природно-заповедных территорий с точки зрения количества и состояния популяций. Сейчас этих данных почти нет.

В понятие общей народнохозяйственной значимости природно-заповедных территорий входит большой ряд важных параметров, которые могут быть объединены понятием «экологическая ценность» — водоохранная, почвозащитная и т. д. В настоящее время разработаны лишь первые подходы к ее оценке. Такие данные очень нужны, так как, без сомнения, включение экономических критериев позволит более правильно оценить в ряде случаев необходимость создания природно-заповедных территорий. Народнохозяйственная значимость в ботаническом аспекте может быть оценена по наличию генофонда лекарственных растений, запасов их сырья (для проведения научных исследований и регламентированных заготовок), запасов ягодных растений и других групп полезных для человека видов. В настоящее время эти вопросы еще ждут своего разрешения. Например, среди категорий заказников нет ресурсоведческих, не разработано положение о них, дискуссионным является вопрос о целесообразности ограниченной заготовки сырья на них и т. д.

Научно-методические проблемы проведения исследований в заповедниках в значительной мере касаются ботанических исследований. Ознакомление с материалами заповедников УССР, проведенное автором, позволяет выделить основные проблемы изучения растительного покрова в них, а именно: недостаточная обеспеченность периодичности и преемственности наблюдений; недостаточная унификация методики полевых исследований и обработки материалов; преобладание фенологических и флюктуационных исследований, недостаточное развитие исследований по динамике растительности и популяционных исследований; недостаточное применение картографирования как метода исследования растительности; отсутствие научного контроля над осуществлением программы «Летописей природы»; нерешенность вопроса об авторстве материалов, помещенных в «Летописях природы».

В связи с этим объем научной ботанической информации неоднороден; из-за недостаточного количества методических материалов он нередко определяется лишь профессиональным уровнем исполнителей. В принятом сейчас методическом руководстве по ведению «Летописи природы» (Филонов, Нухимовская, 1985), в целом удачном и широко применяемом, наибольшее внимание уделено изучению фенологии растений и сообществ, флуктуационных смен. Значительно меньшее внимание уделено методике изучения сукцессий, не приведены образцы бланков для геоботанических описаний, сводных геоботанических таблиц. Некоторые предложения по структуре паспортов для лесных объектов разработаны белорусскими геоботаниками (Гельтман и др., 1988), появились методические указания по оформлению документации стационаров в государственных заповедниках, подготовленные ВНИИ природы (Методические. . ., 1987). Эти общие схемы могут быть взяты за основу для всех типов растительности и конкретизованы с учетом особенностей отдельных регионов. Необходимо разработать единую форму геоботанических описаний на стационарных пробных площадях с растительностью разных типов, а также методические указания по закладке профилей и трансект.

В настоящее время в связи с возрастанием научной значимости материалов заповедников как эталонных полигонов, ботаникам необходимо уделить большее внимание развитию вопросов заповедного дела, его ботанических аспектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б. Д., Магомедов М.-Р. Д. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 2. С. 223—234. — *Арманд А. Д.* Покос в заповеднике — экологическая катастрофа // Охота и охотничье хоз-во. 1987. № 10. С. 6—7. — *Вопросы* охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971. 98 с. — *Гельтман В. С., Нелипович Д. П., Маврищев В. В.* Программа паспортизации стационарных объектов — эталонов лесной растительности в заповедниках // Проблемы инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 30—44. — *Зеленая* книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под общ. ред. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Киев: Наук. думка, 1987. 216 с. — *Итоги* и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука, 1986. 201 с. — *Краснитский А. М.* Проблемы заповедного дела. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 190 с. — *Кожевников Г. А.* Значение Коссинского заповедника // Тр. Коссинской биол. станции Моск. о-ва испытателей природы. М., 1925. Вып. 2. С. 1—5. — *Кожевников Г. А.* Как вести научную работу в заповедниках // Охрана природы. 1928. № 2. С. 12—19. — *Кричфалуший В. В.* Долина нарциссов: итоги и перспективы исследований // Проблемы изучения и охраны заповедных экосистем: Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 20-летию Карпатского гос. зап-ка (13—15 октября 1988 г.). Рахов, 1988. С. 25—27. — *Методические* рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в государственных заповедниках // Всесоюз. НИИ охраны природы и заповедного дела. М., 1987. 30 с. — *Осичнюк В. В.* Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР: Степи, кам''янисті відслонення, піски. Киев: Наук. думка, 1973. С. 249—315. — *Охрана* важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наук. думка, 1980. 392 с. — *Петров В. В.* Проблемы эколого-правовой терминологии // Правовые проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 101—103. — *Попович С. Ю., Балашов Л. С.* Природні та антропогенні зміни рослинного покриву боліт Поліського державного заповідника // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40, № 3. С. 86—92. — *Проблемы* инвентаризации живой и неживой природы в заповедниках. М.: Наука, 1988. 216 с. — *Растительный* мир охраняемых территорий. Рига: Зинатне, 1978. 150 с. — *Рашек В. Л.* О понятии «природнозаповедный фонд» // Тез. докл. науч. конф. «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР». Курск, 1975. С. 17—18. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Режим охраны травяных сообществ // Растительный мир охраняемых территорий. Рига: Зинатне, 1978. С. 139—142. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Режим охраны растительного покрова заповедных территорий // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 1060—1067. — *Скворцов А. К.* Красная книга СССР и охрана редких видов растений // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 282—288. — *Сыроечковский Е. Е., Штильмарк Ф. Р.* Понятие о государственном кадастре заповедников СССР и предварительные материалы для его разработки // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука, 1986. С. 47—72. — *Филонов К. П.* Развитие принципов заповедного дела в СССР // Итоги и перспективы заповедного дела в СССР. М.: Наука, 1986. С. 13—47. — *Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д.* Летопись природы в заповедниках СССР. М.: Наука, 1985. 143 с. — *Червона* книга Української РСР. Киев: Наук. думка, 1980. 504 с.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 25 V 1989.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.32/.38 : 582.675.1

И. М. Васильева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) ФЛОРЫ СССР

I. M. VASSILJEVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*) OF THE FLORA OF THE USSR

Aquilegia flabellata Siebold et Zucc., **2n=14**. Москва, Ботанический сад ВИЛР, № 287.

A. glandulosa Fisch. ex Link, **2n=14**. Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР; Москва, Ботанический сад ВИЛР, № 288; Минск, Ботанический сад БГУ.

A. karelinii (Baker) O. et B. Fedtch., **2n=14**. Москва, Ботанический сад ВИЛР, № 289; Москва, ГБС АН СССР.

A. nigricans Baumg., **2n=14**. УССР, Черновицкая обл., Путильский р-н, пер. Джогул.

A. olympica Boiss., **2n=14**. Москва, Ботанический сад ВИЛР, № 290.

A. sibirica Lam., **2n=14**. Красноярский край, Зап. Саян, Куртушибинский хр., правый берег р. Ус, в 18 км от трассы Абакан—Кызыл, 10 VII 1989, № 7, Васильева; Москва, Ботанический сад ВИЛР, № 292; Новосибирск, ЦСБС, № 315.

A. transsilvanica Schur, **2n=14**. Ленинград, Ботанический сад БИН АН СССР.

A. vicaria Nevski, **2n=14**. Таджикистан, южн. склон Гиссарского хр., бас. р. Варзоб, ущ. Бегар, 14 VII 1988, Кинзикаева, Вайнберг; Фрунзе, Ботанический сад АН КиргССР.

A. vulgaris L., **2n=14**. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, окр. Елизаветино, 17 VI 1989, № 3, Васильева; Минск, Ботанический сад БГУ.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 I 1990.

УДК 582.5 : 576.316 (470.1) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 9

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов, З. Г. Улле

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV, Z. G. ULLE. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF FLOWERING PLANTS OF THE NORTH-EASTERN REGIONS OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR

В статье приведены числа хромосом (2n) для 23 видов с указанием происхождения материала и места его хранения (образцы в Сыктывкаре). Исследованы представители семейств *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Juncaceae*, *Paeoniaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*. Произведена новая комбинация *Pseudoroegneria reflexiaristata* (Nevski) A. Lavrenko (*Poaceae*).

Asteraceae

Achillea millefolium L., **2n=54**. Коми АССР,[1] Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, 25 VIII 1988, № At 75, Лавренко, Сердитов.[2]

Artemisia sieversiana Willd., **2n=18**. Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 25 VIII 1988, № At 73, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Bidens tripartita L., **2n=48**. Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 25 VIII 1988, № At 74, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Centaurea phrygia L., **2n=22**. Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, 25 VIII 1988, № At 76, Лавренко, Сердитов.

Leucanthemum vulgare Lam., **2n=36.** Сыктывкар, 2 км к западу от ж.-д. вокзала, 25 VIII 1988, № At 77, Лавренко, Сердитов.

Brassicaceae

Alyssum turkestanicum Regel et Schmalh., **2n=32**. Сыктывдинский р-н, станция Язель, 29 VIII 1985, Bs 2 (S), Кустышева.

Caryophyllaceae

Cerastium arvense L., **2n=36**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 8 VIII 1987, № Cl 1 (S), Лавренко, Улле.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov, **2n=24**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, 20 км к востоку-юго-востоку от впадения р. Большая Хойла-Ю в р. Юнь-Яху, верховья р. Левой Юнь-Яхи, 19 VII 1987, № Cl 4 (S), Лавренко, Улле; там же, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 23 VII 1987, № Cl 5 (S), Лавренко, Улле.

Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn., **2n=26**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Юнь-Яхи (верховья), 3 км к северо-западу от слияния Левой и Правой Юнь-Яхи, 31 VII 1987, № Cl 2(S), Лавренко, Улле.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern, **2n=24**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 23 VII 1987, № Cl 3(S), Лавренко, Улле.

Silene paucifolia Ledeb., **2n=24**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 12 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 15 VIII 1987, № Cl 6(S), Лавренко, Улле; там же, правый берег р. Юнь-Яхи (верховья), 3 км к северо-западу от слияния рек Левой и Правой Юнь-Яхи, 31 VII 1987, № Cl 7(S), Лавренко, Улле.

Stellaria peduncularis Bunge, **2n=78**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 13 VIII 1987, № Cl 8(S), Лавренко, Улле.

Fabaceae

Astragalus gorczakovskii (L.) Vassil., **2n=32.** Архангельская обл., Холмогорский р-н, правый берег р. Сев. Двины у пос. Усть-Пинега, 14 VII 1984, № Fb 11(S), Улле, Соколова.

---

[1] Далее при расположении пункта в пределах Коми АССР название республики не приводится.

[2] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми НЦ УрО АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

Juncaceae

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv., **2n=24**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 3 VII 1988, № Jn 2, Лавренко, Сердитов, Улле.

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., **2n=10**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Нерим-Ю, 8 км к востоку-юго-востоку от впадения р. Ук-Ю в р. Илыч, 23 VII 1988, № Pn 6, Лавренко, Сердитов, Улле.

Poaceae

Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. s. l., **2n=28**. Интинский р-н, Приполярный Урал, левый берег р. Кожим, 9—10 км выше устья р. Лимбеко-Ю, 5 VIII 1984, № Pc 1(S), Лавренко, Прилежаев.

Pseudoroegneria reflexiaristata (Nevski) A. Lavrenko comb. nov. (*Agropyron reflexiaristatum* Nevski, 1932, Изв. Ботан. сада АН СССР, 30 : 495), **2n=14**. Вуктыльский р-н, Северный Урал, правый берег р. Подчерем, 31 км выше устья, скалы Кирпич-Кырта, 4 IX 1983, № Pc 2(S), Улле, Кустышева.

Ranunculaceae

Atragene sibirica L., **2n=16**. Воркутинский р-н, Полярный Урал, правый берег р. Большая Хойла-Ю, 11 км к юго-востоку от ее впадения в р. Юнь-Яху, 4 VII 1987, № Rn 251, Лавренко, Улле; Троицко-Печорский р-н, остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 3 VII 1988, № Rn 266, Лавренко, Сердитов, Улле.

Ranunculus gmelinii DC., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, водораздел рек Ук-Ю и Нерим-Ю, 7 км к востоку от устья первой, 7 VII 1988, № Rn 268, Лавренко, Сердитов, Улле.

R. lapponicus L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, водораздел рек Ук-Ю и Илыч, 3 км к северо-востоку от устья р. Ук-Ю, 25 VI 1988, № Rn 264, Лавренко, Сердитов, Улле.

R. monophyllus Ovcz., **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Ук-Ю, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 19 VI 1988, № Rn 260, Лавренко, Сердитов, Улле.

R. reptans L., **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Ук-Ю, 5 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 15 VII 1988, № Rn 269, Лавренко, Сердитов, Улле; там же, 7 км к востоку от ее впадения в р. Илыч, 22 VII 1988, № Rn 271, Лавренко, Сердитов, Улле.

R. sceleratus L., **2n=32**. Сыктывкар, ж.-д. вокзал, 25 VIII 1988, № Rn 273, Лавренко, Сердитов, Кустышева.

Институт биологии Коми НЦ УрО АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 7 VII 1989.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 0.91.58

РУДОЛЬФ ЭРНЕСТОВИЧ ТРАУТФЕТТЕР (1809—1889)

V. V. NEMYKIN, I. A. NEMYKINA. RUDOLF ERNESTOVICH TRAUTVETTER (1809—1889)

В 1989 г. исполнилось 180 лет со дня рождения и 100 лет со дня смерти видного отечественного флориста-систематика и географа растений, доктора естественных наук и доктора философии, члена-корреспондента Академии наук Рудольфа Эрнестовича Траутфеттера. В разные годы он был профессором ботаники и ректором университета св. Владимира (ныне Киевский государственный университет), директором Горыгорецкого земледельческого института (ныне Белорусская сельскохозяйственная академия) и С.-Петербургского Ботанического сада (ныне Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР).

Начало научной и педагогической деятельности Р. Э. Траутфеттера связано с Дерптским (ныне Тартуским) университетом, в который он поступил в 1825 г. на медицинский факультет, но затем перевелся на физико-математический и одновременно занимался ботаникой под руководством известного ботаника К. Ф. Ледебура. В 1833 г. Траутфеттеру Дерптским университетом была присвоена степень кандидата, он был назначен помощником директора Ботанического сада Дерптского университета и преподавал ботанику в Алькустгофском институте (так называемое «Практическое учебное заведение сельского хозяйства»), организованном при Дерптском университете с целью подготовки агрономов и преподавателей для сельскохозяйственных учебных заведений России. В том же году Кенигсбергский университет присвоил Траутфеттеру степень доктора философии. В 1835 г. он был назначен помощником первого директора С.-Петербургского Ботанического сада Ф. Б. Фишера, а через 2 года был избран членом-корреспондентом Академии наук. Р. Э. участвовал в обработке материалов экспедиций К. Ф. Ледебура, А. А. Бунге и К. А. Мейера по Алтаю, вошедших в известную монографию «Flora altaica. Berolini» (Т. 1—4, 1829—1831), а также некоторых семейств растений для классического труда Ледебура «Flora rossica . . .» (Т. 1—4, 1842—1853), опубликовал свой труд по истории ботаники в России (Trautvetter E. R. Grundris einer Geschichte der Botanik in Bezug auf Russland, 1837).

С 1838 г. Траутфеттер — профессор ботаники в Киевском университете, где ему в следующем году была присвоена степень доктора естественных наук. В 1838—1843 гг. он заведовал университетским ботаническим садом, первоначально находившимся при Кременецком лицее, занимался организацией университетского ботанического сада в Киеве и с 1852 г. стал его заведующим; наряду с этим в 1838—1852 гг. Р. Э. заведовал университетским гербарием. В 1841 и 1843—1847 гг. он избирался деканом физико-математического факультета, а в 1847 г. назначен ректором Киевского университета. В 1859 г. был отстранен от этой должности попечителем Киевского учебного округа выдающимся отечественным хирургом Н. И. Пироговым, который посчитал, что ректор

придерживается консервативных взглядов. По уходе из университета Траутфеттеру в 1859 г. было присвоено звание почетного члена Киевского университета.

В Ботаническом саду Киевского университета Р. Э. проводил работы по акклиматизации и интродукции растений, занимался разведением винограда, персика, абрикоса и других южных растений, ранее в Киеве не культивируемых. Во время работы в университете он начал заниматься географией растений и опубликовал свой труд по ботанико-географическому районированию европейской части территории России (Trautvetter E. R. Die Pflanzengeographischen Verhalthisse des Europäischen Russlands. Heft 1—3. 1849—1851), в котором в отличие от своих предшественников (Е. Ф. Канкрин, К. Ф. Ледебур, К. А. Арсеньев) положил в основу районирования господство тех или иных древесных пород, определяющих, по его мнению, особенности флоры страны. Траутфеттер выделил 4 растительные области: I — Северную Россию, или область тундры; II — Западную Россию, или область европейской ели; III — Восточную Россию, или область сибирских хвойных древесных пород; IV — область Южной России. Каждую из них он подразделил на округа. В 1851—1859 гг. он избирался вице-председателем комиссии по описанию губерний Киевского учебного округа, изучению флоры которого он уделил особое внимание, дав ряд обзоров по отдельным родам и семействам растений, подготовил ботанический обзор «О растительно-географических округах Европейской России. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Ботаника» (1851). Большинство работ Р. Э. как ботаника-флориста и систематика представляет собой обработку коллекций растений, доставленных экспедициями и путешественниками: в 1847 г. он обработал и в 1856 г. опубликовал материалы коллекций с Таймыра и северо-востока России, собранные академиком А. Ф. Миддендорфом. В Бюллютене Московского общества испытателей природы в 1860—1868 гг. Р. Э. опубликовал результаты обработки ботанических сборов А. И. Шренка и К. Ф. Мейсгаузена, произведенных в 1840—1844 гг. в Средней Азии. При содействии Траутфеттера К. И. Максимович быстро закончил обработку собранных им в 1853—1857 гг. обширных коллекций растений Приамурского и Уссурийского краев, и в 1859 г. вышел в свет важный труд по флоре Дальнего Востока «Primitiae florae amurensis» (1859). Помимо частных вопросов систематики Р. Э. занимался разработкой общей системы растительного мира, однако по этой проблеме опубликовал немного работ. Судя по ним, он, так же как Ледебур, относился к так называемым «укрупнителям» — вновь открытые формы он включал в линнеевские виды, стремясь сохранить виды в том объеме, какой придал им К. Линней.

В 1860 г. Р. Э. был назначен директором Горыгорецкого земледельческого института — первого в России высшего сельскохозяйственного учебного заведения. Министр М. Н. Муравьев и директор департамента сельского хозяйства П. А. Валуев надеялись, что он как опытный и консервативный администратор высшей школы сумеет уберечь студенческую молодежь от «пагубного» увлечения революционно-освободительным движением. В то же время известный ученый-ботаник, организатор Киевского ботанического сада мог бы повысить научный авторитет Горыгорецкого земледельческого института. Однако ожидания, что Траутфеттер охранит Горыгорецкий институт от революционных влияний, не оправдались. Он сам испытал воздействие либеральных идей, относился к студентам независимо от их национальности и социального происхождения, проявив в административно-педагогической деятельности, по его словам, «самое гуманное направление». Во время национально-освободительного восстания 1863 г. он был против распространения городской полицейской власти на Горыгорецкий институт, а на следствии по делу об участии в волнениях преподавателей и студентов выступил вместе с И. А. Стебутом, выдающимся ученым в области сельскохозяйственной науки, в их защиту. По свидетельству

Стебута, Р. Э. был «честнейший и благороднейший человек, редкий директор учебного заведения в отношении профессорской корпорации, которую он действительно уважал и высоко ценил . . . Он играл немаловажную роль в той нравственной школе, в которой воспитала меня жизнь». Член Совета министров А. А. Половцев, проводивший следствие по делу об участии преподавателей и студентов Горыгорецкого института в восстании 1863 г., отмечал, что в «мятеже» студентов института «директор виноват кругом» (ЦГИА Литовской ССР, ф. 378, д. 97, 1863 г.).

Во время работы Р. Э. директором изменилась направленность учебной и научной деятельности Горыгорецкого земледельческого института. В отчете за 1861—1862 гг. Траутфеттер писал, что «интересы земледельческого учебного заведения не могут идти врозь с интересами земледельческого населения» (ГА Ленинградской обл., ф. 994, д. 178, 1861 г.). Руководя учебной работой Горыгорецкого института, Р. Э. продолжал свои научные исследования по интродукции растений совместно с известным русским ботаником и садоводом Э. Ф. Рего в старейшем в Белоруссии Ботаническом саду Горыгорецкого института, коллекционные фонды дендрария которого к 1863 г. были доведены до 900 видов. В 1863 г. в связи с переводом Горыгорецкого земледельческого института в Петербург Р. Э. принимал участие в организации Петербургского земледельческого института. В 1864 г. он был назначен заведующим, а через два года — директором Петербургского ботанического сада.

В России в середине XIX в. основную роль в развитии систематики растений играл Императорский С.-Петербургский Ботанический сад, гербарий которого насчитывал десятки тысяч видов, представленных сотнями тысяч экземпляров. В создании накопленных в Ботаническом саду научных богатств и его мировой славы видную роль сыграли Ф. Б. Фишер, Э. Л. Регель и Р. Э. Траутфеттер. Ценный исторический материал о создании Петербургского ботанического сада и его ботанических коллекций содержит написанный Траутфеттером первый «Краткий очерк истории Императорского С.-Петербургского сада» (Тр. Имп. СПб бот. сада. Т. 1, вып. 1, 1871). Большой вклад в изучение гербария и описание новых растений внес Регель, работавший директором Ботанического сада с 1855 г. С приходом в Петербургский ботанический сад Траутфеттера Регель занял должность главного ботаника с заведованием живыми растениями, К. И. Максимович стал заведовать гербарием, С. М. Розанов — биологической лабораторией. Кроме директора и 3 главных ботаников в штате Ботанического сада состояли 3 консерватора, так что в саду было 7 лиц научного персонала и библиотекарь. В Ботаническом саду при Р. Э. было перестроено 13 оранжерей и 5 капитально отремонтированы, построена большая пальмовая оранжерея, приведены в порядок парк, цветники, питомники, парники. Коллекция живых растений Ботанического сада к 1873 г. была доведена до 21 320 видов и форм. Очень большое значение для Ботанического сада имело разрешение организовать специальное научное издание, которое стало выходить с 1871 г. под названием «Труды Императорского С.-Петербургского Ботанического сада» по 2—3 выпуска ежегодно. В «Трудах» публиковались результаты обработки ботанических коллекций, описания новых видов и родов растений, отдельные монографии по систематике цветковых. Высокий научный потенциал ученых Ботанического сада, огромный материал коллекций гербария и наличие собственного издания способствовали расширению научно-исследовательской работы, которая в соответствии с установившейся традицией при Траутфеттере была направлена на изучение отечественной флоры. Во главе Императорского С.-Петербургского Ботанического сада Р. Э. стоял до выхода в отставку в 1876 г., продолжая и после этого работать в нем над некоторыми сибирскими и кавказскими коллекциями, а также над материалами, дополняющими «Flora rossica . . .» Ледебура.

Накопление флористических данных шло в то время столь энергично, что уже через 30 лет после выхода в свет «Flora rossica . . .» Ледебура стала очевидной

необходимость дополнительных публикаций. В связи с этим Траутфеттер составил и в 1880 г. опубликовал библиографический свод ботанических работ по флоре России (1650 сочинений) с краткими аннотациями, составивший 7-й том Трудов Императорского С.-Петербургского Ботанического сада под названием «Flora rossicae fontes». Им же было опубликовано дополнение к «Flora rossica ...» Ледебура, содержащее более 6100 синонимов, пропущенных Ледебуром, и новые виды, описанные после выхода в свет его труда и вошедшие в коллекционный гербарий Ботанического сада (Trautvetter E. R. Incrementa Florae Phanerogamae Rossicae. Тр. С.-Петербургского бот. сада. Т. 8—9. 1882—1884).

Накопление в С.-Петербургском Ботаническом саду крупнейших гербариев со многими оригинальными коллекциями, энергичная исследовательская работа научного персонала и их многочисленные публикации сделали Ботанический сад центром флористических исследований России и выдвинули его на одно из первых мест среди ботанических садов Европы. По богатству оригинальных коллекций С.-Петербургский Ботанический сад в то время уступал только лондонскому. К началу 70-х годов XIX века коллекция живых растений Ботанического сада превышала 21 000 видов и разновидностей, научная библиотека насчитывала более 15 000 томов и являлась лучшей из специальных ботанических библиотек Европы. Успеху в развитии научно-исследовательской работы С.-Петербургского Ботанического сада в большой степени содействовало руководство Траутфеттера, который за короткий срок провел его реконструкцию и придал ему тот облик, который в основном сохраняется до настоящего времени, продолжил и углубил научно-исследовательскую работу по изучению и описанию отечественной флоры. Заслуги Р. Э. Траутфеттера были оценены Академией наук, которая в 1875 г. избрала его почетным членом Императорского С.-Петербургского Ботанического сада, а за исследования по русской флоре в 1885 г. он был награжден почетной золотой медалью К. М. Бэра, учрежденной Академией наук.

Основные биографические сведения и библиография трудов Р. Э. Траутфеттера приводятся в работе: Липский В. И. Биографии и литературная деятельность ботаников и лиц, соприкасавшихся с Императорским Ботаническим садом // Императорский С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). Пг., 1913—1915. Ч. 3. С. 122—127.

В. В. Немыкин, И. А. Немыкина.

Белорусская сельскохозяйственная академия,
Горки, БССР.

Получено 17 I 1989.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 581.5

ПАМЯТИ ВИКТОРА ЕВГЕНЬЕВИЧА ТИМОФЕЕВА

E. G. BIRYCOVA, N. S. ILYINA, V. I. MATVEEV, A.A. USTINOVA. IN THE MEMORY OF VICTOR EVGENIEVICH TIMOFEEV

30 июля 1989 г. на 78-м году жизни ушел из жизни председатель Куйбышевского отделения ВБО, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института, ветеран Великой Отечественной войны и труда Виктор Евгеньевич Тимофеев.

Родился В. Е. 27 января 1912 г. в Петербурге. Его детство и юность пришлись на трудные годы становления Советской власти. Трудиться В. Е. начал в Казахстане: в начале 30-х годов окончил Семипалатинский сельскохозяйственный техникум и работал агрономом.

Желание учиться дальше привело его в Куйбышевский сельскохозяйственный институт. Из всех предметов наибольший интерес вызвала у него ботаника. Это было замечено профессором Л. Н. Калашниковым, который пригласил В. Е. принять участие в экспедициях по изучению растительности овражно-балочных систем Заволжья. Окончив институт и аспирантуру, В. Е. становится ассистентом кафедры ботаники Куйбышевского сельскохозяйственного института. В 1941 г. выходит его первая научная работа «Развитие растительности по склонам оврага Солодяного».

Однако научные занятия молодого ученого вскоре прервала война. В первые же дни уйдя на фронт, В. Е. находился в действующей армии до самой победы, которую он встретил в Восточной Пруссии. Тяжелейший ратный труд ефрейтора-связиста отмечен медалями «За боевые заслуги», «За взятие Кенигсберга», «За победу над Германией».

После демобилизации в 1946 г. В. Е. начал работать на кафедре ботаники Куйбышевского педагогического института, где и проработал более 40 лет, пройдя путь от ассистента до профессора. С 1952 по 1987 г. он заведовал кафедрой ботаники, умело сочетая большую педагогическую, методическую и научно-исследовательскую работу.

В 1948 г. создается Куйбышевское отделение ВБО АН СССР. В. Е. принимал непосредственное участие в его организации, избирался ученым секретарем, а с 1960 г. был бессменным председателем Отделения. Под его руководством ботаники Куйбышевской обл. участвовали в работе по составлению долгосрочного прогноза зарастания Саратовского водохранилища и оценке его влияния на растительный покров прилегающих территорий. В. Е. был одним из инициаторов создания на волжской земле национального парка «Самарская Лука» и системы охраняемых природных территорий. При участии и под руководством В. Е. ботаническими исследованиями были охвачены все природные комплексы бассейна Средней Волги, включая лесную, степную и луговую растительность, долины малых рек, овражно-балочные и речные долинно-водосборные геосистемы.

Защищенная В. Е. в 1971 г. в Ботаническом институте АН СССР докторская диссертация «Пространственные структуры и динамические тенденции расти-

тельности речных долин бассейна Средней Волги» содержит богатейший фактический материал и является образцом научной добросовестности. В течение 20 лет пешком и на мотоцикле, со студентами и сотрудниками, а в отпускное время — с супругой М. Г. Кривошеевой, тоже ботаником, собирал он исходные данные для этого фундаментального труда.

В последние годы жизни проф. В. Е. Тимофеев составил программу системного подхода к оптимизации природопользования, методику определения места растительных объектов в геосистемах разных уровней и роли растительности в сохранении природной среды.

За свою научно-педагогическую деятельность он был награжден знаками «Отличник народного просвещения РСФСР» (дважды), «Отличник народного просвещения СССР», «За отличные успехи в работе» Минвуза СССР.

Ботаники области, преподаватели и сотрудники кафедры, студенты и учителя биологии видели в В. Е. образец ученого, скромнейшего и тактичного человека, неизменно щедрого, готового поделиться своими знаниями и помочь каждому, кто в этом нуждается.

Память о Викторе Евгеньевиче Тимофееве — крупном исследователе растительного покрова Среднего Поволжья, талантливом воспитателе молодежи и прекрасном человеке навсегда останется в сердцах его коллег и многочисленных учеников.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ В. Е. ТИМОФЕЕВА

1941. Развитие растительности по склонам оврага Солодяного // Изв. Куйбышев. СХИ. Вып. 2. С. 121—127.

1950. Л. Н. Калашников (некролог) // Сб. материалов по флоре и растительности юго-востока. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. С. 95—101. (Совместно с А. Д. Фурсаевым).

1951. К истории растительности долины реки Большой Кинель: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 8 с.

1954. О методике полевой практики по ботанике // Из опыта работы Куйбышев. пед. ин-та. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. С. 113—126.

Полевая практика будущих педагогов // Вестн. высш. шк. № 3. С. 50—53.

1956. О путях исторического развития растительности долины реки Б. Кинель // Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 16. С. 49—66.

1959. Растительные комплексы долины реки Самары // Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 22. С. 81—92.

1961. Инструкция по фенологическим наблюдениям. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. 19 с. (Совместно с К. П. Ланге).

Растительные комплексы долины реки Сок // Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 35. С. 17—31.

1962. О классификации растительных комплексов речных долин // Геоботаническое изучение лугов. Минск: Изд-во АН БССР. С. 28—35.

1964. Вопросы организации полевой практики по ботанике на заочном отделении // Тез. докл. межвуз. конф. ботаников пед. ин-тов СССР. Тирасполь. С. 69—76.

К вопросу систематизации сельскохозяйственных угодий // Тез. докл. межвуз. конф. «Проблемы размещения производительных сил Поволжья». Куйбышев. С. 76—78.

Наблюдения над сезонными явлениями природы. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. 52 с. (Совместно с К. П. Ланге).

1966. Растения лугов и степей // Берегите и умножайте богатство нашей природы. Куйбышев: Куйбышев. книжн. изд-во. С. 67—81.

1967. О восстановлении Жигулевского государственного заповедника // Бот. журн. Т. 52, № 2. С. 300.

О выделении контуров пойменной растительности равнинных рек Средней Волги и ее притоков на мелкомасштабной карте // Материалы научно-теорет. конф. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. С. 3—6.

О соединении учебной и научной работы студентов в период полевой практики по ботанике // За повышение качества подготовки учителей. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. С. 168—170.

1968. Опыт классификации сельскохозяйственных угодий на территории речных долин Куйбышевской области // Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 4. С. 37—44.

Основные направления развития растительности речных долин бассейна Средней Волги // Материалы по динамике растительности: Тез. докл. Владимир. С. 108—109.

1969. Геоморфологическое строение и факторы физико-географической среды речных долин бассейна Средней Волги // Ботаника и сельское хозяйство. Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 68. С. 144—206.

1970. Вопросы развития растительности речных долин бассейна Средней Волги // Вопросы геоботаники, энтомологии и растениеводства. Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 73. С. 49—87.

О путях происхождения растительности речных долин // Материалы итоговой науч. конф. пед. ин-та. Куйбышев. С. 5—7.

Опыт подразделения растительности речных долин на простейшие структурные элементы // Вопросы геоботаники, энтомологии и растениеводства. Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 73. С. 3—48.

Организационные принципы построения учебных занятий по ботанике на заочном отделении. Материалы конф. по вопросам заоч. обучения. Куйбышев. С. 7—12.

1971. К вопросу об изменчивости территориальных единиц растительности речных долин бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 85. С. 3—30.

О классификации растительного покрова речных долин // Совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Л. С. 90—91.

Пространственные структуры и динамические тенденции растительности речных долин бассейна Средней Волги: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л. 30 с.

Эколого-геоморфологические типы пойм и строение растительности речных долин бассейна Средней Волги // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Учен. зап. Куйбышев. пед. ин-та. Вып. 85. С. 31—49.

1972. Влияние Саратовского водохранилища на растительность поймы Волги // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по растительности речных пойм. Уфа. С. 59—60. (Совместно с А. А. Калининой).

Методика наблюдений над сезонными явлениями природы. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. 61 с. (Совместно с К. П. Ланге).

О реакции растительности речных долин на некоторые антропогенные воздействия // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по растительности речных пойм. Уфа. С. 131—132.

1973. К вопросу об отражении на среднемасштабной карте динамических явлений растительности речных долин // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Вып. 2. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 107. С. 34—42.

О принципах классификации растительности речных долин // Там же. С. 3—12.

Опыт отражения экологических условий на среднемасштабной карте речной долины // Там же. С. 24—34.

Реакция растительных сообществ положительных элементов рельефа поймы Волги на подтопление водами Саратовского водохранилища // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Вып. 3. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 113. С. 90—91. (Совместно с А. А. Калининой).

1974. К вопросу о классификации растительности речных бассейнов (для региона Средней Волги) // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Львов. С. 84—85.

О характере изменений растительного покрова поймы Волги под влиянием Саратовского водохранилища // Вопросы морфологии и динамики растительного покрова. Вып. 4. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 132. С. 26—45. (Совместно с В. И. Матвеевым, А. А. Калининой).

1975. К методике изучения растительного покрова речных долинно-водосборных геосистем // Морфология и динамика растительного покрова. Вып. 5. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 163. С. 3—10.

1976. Памяти Александра Фёдоровича Терехова // Бот. журн. Т. 61, № 12. С. 1768—1769. (Совместно с В. И. Матвеевым).

1977. К вопросу о критериях дискретности растительного покрова речной поймы // Морфология и динамика растительного покрова. Вып. 6. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 207. С. 3—13. (Совместно с Л. А. Евдокимовым, А. А. Устиновой).

1979. Опыт эколого-географического анализа флоры Самарской Луки // Флора и растительность Среднего Поволжья. Ульяновск: Изд-во Ульяновского пед. ин-та. С. 43—49. (Совместно с В. И. Матвеевым, Л. А. Евдокимовым, Н. С. Симаковой).

Экологические режимы речной долинно-водосборной геосистемы // Морфология и динамика растительного покрова. Вып. 7. Науч. тр. Куйбышев. пед. ин-та. Т. 229. С. 3—11.

1980. Изучение и охрана природы малых рек. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. 38 с. (Совместно с К. П. Ланге, В. И. Матвеевым, В. Ф. Горшеневой, Э. Н. Поветкиной).

Куйбышевскому отделению ВБО 30 лет // Бот. журн. Т. 65, № 3. С. 453. (Совместно с А. А. Устиновой).

1982. Охрана редких и исчезающих растительных сообществ // Тез. докл. конф. «Интродукция, акклиматизация и охрана растений на Урале и в Поволжье». Куйбышев. С. 60.

1983. Инвентаризация растительного покрова на фоне геосистем // Сложение и динамика растительного покрова. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. С. 3—13.

Методические вопросы охраны природного комплекса Самарской Луки // Проблемы рационального использования и охраны природного комплекса Самарской Луки. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та. С. 10—12.

1984. Методические вопросы охраны растительных сообществ // Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев: Изд-во Куйбышев ун-та. С. 3—10.

Природохранительная подготовка будущих учителей как элемент коммунистического воспитания // Тез. докл. конф. «Совершенствование системы подготовки студентов и повышение квалификации учителей по коммунистическому воспитанию школьников». Куйбышев. С. 87—88.

1985. Изучение экологических режимов и территориальных единиц растительного покрова в связи с задачами современного природопользования // Тез. докл. конф. «Региональные проблемы экологии». Казань. С. 7—9. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, Н. С. Ильиной, В. И. Матвеевым, А. А. Устиновой).

Роль научных исследований студентов в экологической подготовке будущих учителей // Тез. докл. конф. «Единство НИР по проблемам высшего образования и учебно-воспитательного процесса в вузе». Куйбышев. С. 84—85.

Топологический и региональный уровни изучения биокосных систем // Тез. докл. конф. «Региональные проблемы экологии». Казань. С. 39—41. (Совместно с А. А. Устиновой).

Экологическое воспитание учащихся сельской школы // Тез. докл. межвуз. конф. «Совершенствование профессиональной подготовки студентов педвуза

в свете требований основных направлений реформы общеобразовательной и профессиональной школы». Куйбышев. С. 46—47. (Совместно с Т. В. Терещенко).

1986. Биокосные системы топологической и региональной размерностей в бассейне Средней Волги // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та. С. 13—23. (Совместно с А. А. Устиновой).

Природа Самарской Луки. Учебн. пособие. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. пед. ин-та. 90 с. (Совместно с Е. Г. Бирюковой, М. С. Гореловым, Л. А. Евдокимовым и др.).

Е. Г. Бирюкова, Н. С. Ильина,
В. И. Матвеев, А. А. Устинова.

Куйбышевский педагогический институт.

Получено 20 XI 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524(23.03)

Экология высокогорий (материалы международного симпозиума. Тбилиси — Казбеги, 1984 г.) — Тбилиси: Мецниереба, 1988. 270 с.

A. R. ISHBIRDIN, B. M. MIRKIN. (A REVIEW). THE ECOLOGY OF HIGHLANDS (THE MATERIALS OF THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM, TBILISI—KAZBEGI. 1984)

Рецензируемый сборник включает 25 статей, основой которых послужили доклады второго Международного симпозиума «Экология высокогорий», проходившего в 1984 г. в Тбилиси и на стационаре Института ботаники АН ГССР Казбеги. Доклады представлены интернациональным коллективом авторов (СССР — 12, Австрия — 5, ЧССР — 3, ФРГ — 2, Болгария, Дания, Румыния — по 1) и охватывают широкий круг вопросов экологии высокогорной растительности. На симпозиуме обсуждались следующие проблемы: экофизиология растений и сообществ (14 докладов), картография (5), классификация и ординация высокогорной растительности (2). 4 доклада были посвящены общим и частным вопросам экологии высокогорий.

Открывает сборник статья З. Бортеншлагера (S. Bortenschlager, Австрия) «Следы воздействия доисторического человека на естественный растительный покров» (с. 5—13), посвященная исследованию истории растительности Центральной Европы с использованием пыльцевого анализа. Показано, что естественная растительность Центральной Европы начала испытывать антропогенное влияние на самых ранних стадиях развития цивилизации и по этой причине к настоящему времени практически вся растительность имеет полуестественный характер.

В высшей степени интересной представляется статья К. Х. Креeба (K. H. Kreeb, Австрия) «Глобальная модель высотной поясности растительного покрова» (с. 39—49). Автор на основе меридиональных и вертикальных профилей горных массивов выше 1500—2000 м над ур. м. построил глобальную модель поясности. От существующих моделей схема выгодно отличается тем, что в нее включены высокогорья аридных областей. Модель не претендует на универсальность, но тем не менее представляет большой теоретический интерес как основа создания унифицированных схем поясности для конкретных районов. Детализация модели и построение на ее основе фитоценотических схем — дело будущего.

Статья А. Чернуска (A. Černuska, Австрия) «О применении компьютерной техники в полевых экологических исследованиях» (с. 60—62) — своеобразный эпилог для целой серии статей, подтверждающих вывод о том, что «... в современной экологической науке все больше ставится вопросов, решение которых невозможно без автоматических систем и приборов с компьютерным управлением» (с. 62).

Ряд проблем ставят перед исследователями высокогорных растений Х. Кернер (H. Kerner, Австрия) в докладе «Экофизиологические исследования растений по высотному градиенту в различных высокогорных регионах»

(с. 27—38) и В. Лархер (W. Larcher, Австрия) в докладе «Климатический стресс и поведение растений в высокогорьях» (с. 50—59). Кернер показывает общие закономерности изменения экофизиологических параметров по высотному градиенту (фотосинтез, водный режим, CO_2-газообмен, соотношение органов и др.) и акцентирует внимание на ряде вопросов, разрешение которых необходимо для выявления первопричин этих закономерностей. Интересен вывод автора об отсутствии линейных зависимостей между структурой и функцией органов растений, которые в условиях высокогорий определяются разными элементами окружающей среды. Лархер обсуждает вопросы адаптации высокогорных растений к экстремальным условиям и указывает на адаптивность и экологическую целесообразность морфологических признаков. Он ставит вопрос об углубленном изучении физиологических причин адаптации и из большого круга проблем выделяет три важнейших: механизм фотоингибирования, вызванного резким изменением режима освещения, приспособление к низкой концентрации CO_2 в воздухе и физиологическое влияние ветра.

В статье О. Г. Абдаладзе (СССР) «О полевых испытаниях CO_2-газообмена растений в высокогорьях Кавказа» (с. 63—75) подробно описаны приборы и методики исследования. Автором изучен CO_2-газообмен на ячменных (*Hordeum violaceum* Boiss. et Huet) лугах разного режима использования (заповедные, косимые и выпасаемые). Дорогостоящий (за счет сложной аппаратуры), но в то же время нетрудоемкий мониторинг состояния эксплуатируемых лугов может быть неплохой основой оптимизации режима их использования.

Подтверждению правомочности выделения экологических горизонтов в травянистых фитоценозах посвящена работа О. Г. Абдаладзе, Т. А. Гамкрелидзе, Г. М. Санадирадзе, Л. Д. Хецуриани (СССР) «Эколого-физиологические особенности *Anthriscus nemorosa* (M. Bieb.) Spreng. в связи с вертикальным распределением листьев» (с. 76—83). По 13 параметрам проводилась оценка экофизиологических характеристик отдельных особей вида *Anthriscus nemorosa* (=*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. var. *nemorosa* (Bieb.) Spreng.) и фитоценоза в целом. Показаны достоверные различия по всем параметрам листьев нижней, средней и верхней трети растения. Отличия эти в первую очередь обусловлены микроклиматом, присущим каждому слою.

Исследования энергетического баланса ячменных (*Hordeum violaceum*) и кобрезиевых (*Kobresia capilliformis* Ivanova, *K. persica* Kük. et Bornm.) лугов, проведенные Т. А. Гамкрелидзе (СССР), освещены в докладе «Фитоклимат и энергетический баланс субальпийских лугов Центрального Кавказа» (с. 109—122). Показана зависимость энергетического баланса не только от погодных условий, структурных особенностей травостоя и почвы, но и от использования луга. Анализ биоэнергетики показывает, что оптимальным использованием для этих травостоев является сенокошение.

В коротком сообщении Я. Глосера (J. Gloser, ЧССР) «Фотосинтез и дыхание лугового сообщества с доминированием *Nardus stricta*» (с. 124—129) показано хорошее соответствие результатов полевого опыта и расчетов с помощью математической модели. Установлена зависимость нетто ассимиляции CO_2 от количества мертвой биомассы.

Статья Г. Ш. Нахуцришвили (СССР) «Экологическая характеристика луговой растительности высокогорий (на примере Казбеги, Центральный Кавказ)» (с. 175—200) отличается комплексным подходом и исчерпывающей характеристикой лугов Центрального Кавказа. Описывается растительный покров в связи с орографией, климатом и почвой, характеризуются спектры жизненных форм, феноритмика, микроклимат и энергетический баланс, водный режим, CO_2-газообмен, динамика и распределение биомассы. Несмотря на то что характеристика высокогорной растительности дана на примере только одного массива, область экстраполяции большинства сформулированных положений несомненно шире.

В работе Г. Ш. Нахуцришвили, О. Г. Абдаладзе, Ш. А. Сихарулидзе (СССР) «Жизнедеятельность высокогорных растений в зимнее время» (с. 201—215) описаны две разные стратегии перезимовки растений высокогорий. К первому типу отнесен вечнозеленый кустарник *Rhododendron caucasicum* Pall. (переносит зиму в состоянии глубокого покоя), ко второму типу — летне-зимнезеленые травянистые растения с мобильным зимним метаболизмом, способные в зависимости от условий (оттепель, заморозки) регулировать (активизировать, ингибировать) метаболические процессы.

Несколько сообщений посвящено водному балансу растений: «Стратегия сохранения водного баланса у растений» — М. Рыхновска (M. Rychnovska), ЧССР (с. 222—229); «Водный режим некоторых высокогорных кустарников Малого Кавказа» — Ш. А. Сихарулидзе, СССР (с. 235—247); «О характере водного режима растений высокогорных пустынь Памира» — В. М. Свешникова, СССР (с. 230—234). В работах показан интегральный характер факторов регуляции водного режима растений, отражающий показатели освещения, температуры, влажности воздуха, наличие снежного покрова, водообеспеченность растения, возраст и зависящие от вида растения морфофизиологические характеристики листьев. К экстремальным условиям высокогорий могут приспособиться только растения, способные эффективно регулировать водный режим в зависимости от колебания условий местообитания. Исследования М. Рыхновска позволили сделать вывод о том, что признаки адаптивной стратегии растений, выработанные в центре ареала вида, мало полезны для его выживания на краю ареала.

Л. Каппен (L. Kappen, ФРГ) в статье «Естественные местообитания лишайников в Антарктике» (с. 152—161) отмечает сходство экстремальных условий существования лишайников в высокогорьях и Антарктике. Лишайниковые оазисы Антарктики приурочены к местообитаниям, обеспеченным капельно-жидкой влагой, что в свою очередь зависит от экспозиции склонов. При чрезмерно высокой инсоляции происходит иссушение субстрата, неблагоприятно влияющее на распределение лишайников.

Серия статей посвящена картографированию растительности: «Геоботаническое картографирование горных районов Болгарии» — И. Бондев, Т. Мишинев, Болгария (с. 104—108); «Растительность высокогорий на геоботанической карте европейских стран — членов СЭВ» — С. А. Грибова, Г. Ш. Нахуцришвили, А. Г. Долуханов, Р. Нейхейсл, СССР, ЧССР (с. 131—138); «Мелкомасштабное картографирование высокогорной растительности на примере Альп и Карпат» — Р. Нейхейсл (R. Neuhäusl), ЧССР (с. 216—221); «Карта растительности Социалистической Республики Румыния» — Н. Доница (N. Doniza), Румыния (с. 139—144); «Тенденции динамики растительности высокогорий Центрального Кавказа и их отражение в легендах крупномасштабных геоботанических карт» — Н. Зазанашвили, СССР (с. 145—151).

Не останавливаясь на частных деталях составления легенд, коснемся лишь центральной проблемы геоботанического картографирования — принципа классификации растительности, который кладется в основу геоботанических карт.

Предлагаемые статьи иллюстрируют редкий плюрализм мнений. В качестве картографических единиц используются единицы эколого-физиономической (доминантной) классификации уровня ассоциаций и их групп (Н. Зазанашвили) или более крупные единицы — формации и группы формаций (И. Бондев, Т. Мишинев, Н. Доница). С. А. Грибова с соавторами опираются на комплексный подход, который аккумулирует физиономический, флористический, экологический и хорологический принципы. Тем не менее из приводимого примера очевидно, что практически провинциальные особенности высокогорной растительности отражаются в легенде лишь географическим эпитетом и несколькими наиболее типичными для данного варианта растительности видами.

Принципы эколого-флористической системы Браун-Бланке для составления легенд предлагает использовать Нейхейсл. Рецензенты полностью солидарны и с ним в том, что «. . . на основе флористически определенных единиц возможно более подробно объяснить структуру флорогенетически единой растительности отдельного горного массива, особенности ее развития и исторически обусловленные черты, закономерности распределения климаксовых сообществ и комплексов фитоценозов» (с. 217). Выход из трудностей, возникающих по причине мелкоконтурности картографических единиц, выделенных на флористической основе, видится в использовании принципов симфитосоциологии (сигмасинтаксономии). Принципы этого подхода, как можно понять из предисловия редактора к сборнику, были изложены в докладе О. Хега (O. Cheg, Швейцария). К сожалению, этот доклад не вошел в сборник, где он был бы очень уместен для представления полного спектра современных подходов к картографированию высокогорной растительности.

Количественные подходы к классификации высокогорной растительности нашли отражение в докладах Д. О. Бедошвили, СССР — «Опыт построения иерархической системы на примере синтаксонов альпийских лугов Казбегского района» (с. 84—103) и Г. Грабхера (G. Grabherr, Австрия) — «Количественная классификация и ординация альпийской растительности» (с. 14—26).

Д. О. Бедошвили для Казбеги выделяет 11 ассоциаций альпийских лугов. В основу классификации положен метод корреляционных плеяд, в целом созвучный подходам эколого-флористической классификации. Для всех фитоценонов дается описание синэкологии, распространение в районе исследования, интерпретируется флористический состав. Однако автор не воспользовался до конца возможностями системы Браун-Бланке и объединил ассоциации в группы ассоциаций и формаций. Можно отметить и слишком узкий объем выделенных ассоциаций.

Работа Г. Грабхера является прекрасным подтверждением объективности единиц флористической классификации. Исследуемый участок высокогорной растительности был разбит на квадраты 500×500 м и каждый из них был охарактеризован по 49 (!) параметрам (высота, облесенность, экспозиция, продолжительность залегания снежного покрова и т. д.). Массив данных (всего по 2248 квадратам) был подвергнут количественной классификации по программе TWINSPAN. Затем из полученных экологически однородных групп было произвольно отобрано по 2—5 участков и в поле было определено синтаксономическое положение этих участков в системе единиц флористической классификации. Группы описаний, полученные в результате количественной классификации, показали хорошее соответствие синтаксонам флористической классификации рангов от класса до ассоциации. Отметим, что показанная в работе Г. Грабхера экологичность единиц флористической классификации лишний раз доказывает возможность и необходимость использования этой системы не только в фитоценологических и картографических работах, но и в эколого-физиологических исследованиях. Синтаксономия позволит определять области экстраполяции интереснейших и зачастую очень дорогих для многократного повторения результатов экофизиологического исследования высокогорной растительности.

В заключение отметим продуктивность международного сотрудничества коллектива грузинских ботаников и как следствие этого — высокий уровень опубликованных статей.

А. Р. Ишбирдин, Б. М. Миркин.

Институт биологии БНЦ УрО АН СССР,
Уфа.

Получено 23 X 1989.

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 581.9

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ «ИЗУЧЕНИЕ ФЛОРЫ ГОРОДОВ»

M. E. IGNATIEVA. THE REGULAR CONFERENCE «THE INVESTIGATION OF URBAN FLORA»

10—11 октября 1989 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) состоялось рабочее совещание «Изучение флоры городов», организованное Комиссией по охране растительности ВБО.

В совещании приняли участие 25 ботаников из разных учреждений (БИН, Главный Ботанический сад АН СССР — ГБС, Ленинградский государственный университет, Ленинградская лесотехническая академия, Лаборатория лесоведения АН СССР, Удмуртский, Ивановский, Воронежский, Днепропетровский государственные университеты, Ульяновский, Липецкий, Куйбышевский педагогические институты, Самаркандский ботанический сад, Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Институт ботаники АН УССР).

Совещание открыл председатель Комиссии по охране растительности ВБО **Д. В. Гельтман.**

Со вступительным словом к собравшимся обратился **Н. Н. Цвелев** (БИН). Он приветствовал участников первого совещания городских флористов нашей страны и подчеркнул необходимость скорейшего проведения инвентаризации и анализа флоры как крупных, так и малых городов. Н. Н. Цвелев отметил, что наряду с дикорастущими растениями местной флоры, адвентивными видами, в анализ городской флоры необходимо включить все культивируемые недичающие интродуценты. К сожалению, последний из перечисленных компонентов городской флоры изучен крайне недостаточно. Лишь отдельные флористы удостаивают вниманием растения, внедренные и существующие только благодаря человеку. Совершенно отсутствуют также сборы этих городских растений.

Н. Г. Ильминских (Удмуртский госуниверситет) выступил с большим теоретическим докладом о методах изучения городских флор. Он назвал методы: исторический, историко-географический, историко-экстраполяционный; сравнительно-интерпретационный, зонально-географический, концентрационный, экотопологический. Венцом всех методов автор считает метод модельных выделов. Сообщение было интересным и вызвало много дополнительных вопросов.

Н. Г. Раков (Ульяновский пединститут) в докладе «Материалы к флоре г. Ульяновска» рассказал об истории флористических исследований в своем городе. Сейчас проводится работа по составлению флористических списков конкретных участков: природных урочищ, газонов и т. д. Автор продемонстрировал красочные слайды адвентивных растений, произрастающих в городе.

Н. А. Вьюкова (Липецкий пединститут) сообщила о синантропной флоре г. Липецка и г. Ельца. В настоящее время флора Ельца насчитывает около 800 видов, из них 72 составляют адвентивные растения. Диапозитивы, показанные Вьюковой, проиллюстрировали заносные растения, активно внедряющиеся в естественные растительные сообщества (*Echinocystis lobata, Impatiens glandulifera* и др).

10 октября на вечернем заседании **М. Е. Игнатьева** (Ленинградская лесотехническая академия) рассказала о результатах первых лет исследований флоры Ленинграда. На территории Калининского, Куйбышевского и Дзержинского районов было обнаружено 546 видов высших сосудистых растений. Среди них 359 — дикорастущие аборигенные растения, 67 — адвентивные виды, 119 — недичающие интродуценты. Игнатьева подчеркнула, что обнародование данных флористических и геоботанических исследований поможет наконец разобраться нашим практикам-озеленителям с многочисленными наболевшими проблемами городских насаждений. Наряду с подробными флористическими

исследованиями необходимо проводить и специальный анализ растительности. Была предложена классификация городских растительных сообществ — урбанофитоценозов.

Д. Н. Третьяков (Институт экспериментальной ботаники АН БССР, Минск) посвятил свое выступление анализу флоры областных центров Белоруссии. Он отметил, что более 50 видов дикорастущих растений встречаются во всех исследуемых городах. Как прогрессивный опыт в деле охраны природы в городах автор назвал создание экологических троп в Минске и Гродно.

Т. Б. Силаева (Ивановский госуниверситет) очень подробно охарактеризовала флору г. Саранска. Дикорастущие растения здесь представлены 650 видами, адвентивные — 207, а интродуцированные — 300 видами. Ботанический сад столицы Мордовии явился мощным источником пополнения городской флоры видами — «беглецами из культуры». На территории города автором отмечено местонахождение таких редких видов, как *Fritillaria ruthenica.* Особую боль у Силаевой вызывает катастрофическое исчезновение с лица города естественных склонов — последних «могикан», занятых богатейшей степной растительностью.

С ярким, эмоциональным докладом, посвященным флоре усадебных парков Подмосковья, выступила **Г. А. Полякова** (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва). В Московской обл. прежде существовало 900 парков. Основу их составляли *Tilia cordata, Quercus robur, Acer platanoides, Picea abies.* До сих пор в парках можно найти великолепные экземпляры интродуцированных пород. В напочвенном покрове встречаются многие неморальные растения, а также очень декоративные, прекрасно себя чувствующие экзоты, такие, например, как *Vinca minor.* Однако методы ремонта и реставрации парков не выдерживают никакой критики. В результате безграмотных, экологически необоснованных действий нарушается жизнь биогеоценоза, полностью уничтожается устоявшийся напочвенный покров, а часто наблюдается и массовая гибель старых деревьев.

А. А. Устинова (Куйбышевский пединститут) сообщила о 45 видах растений новых для Куйбышевской обл. (*Centaurea diffusa* и др.).

С заключительным словом на вечернем заседании 10 октября выступила **Т. К. Горышина** (Биологический н.-и. ин-т ЛГУ). Она отметила необходимость активного привлечения к городской тематике фитоценологов и экологов растений. Важным этапом в процессе экологического просвещения городского населения могут стать специально организованные ботанические экскурсии.

11 октября на вечернем заседании **А. Н. Швецов** (ГБС, Москва) рассказал о флоре Москвы. Всего на территории города отмечено 1000 видов (не включая недичающие экзоты), что составляет 70 % от всей флоры Московской обл. Юго-восточный сектор города наиболее богат заносными видами, что связано с концентрацией здесь большого количества железных и шоссейных дорог. Самое большое количество аборигенных видов зафиксировано в долине р. Москвы. Часть из этих растений успешно осваивают антропогенные местообитания. Особое внимание докладчик уделил вопросу сохранения природных объектов на территории города. Им предложены 3 категории охраняемых объектов.

А. Я. Григорьевская (Воронежский госуниверситет) сделала сообщение о флоре парков Воронежа. Исследовались парки центра города. В них обнаружено 711 видов (326 интродуцентов, 385 дикорастущих растений). Вниманию аудитории были предложены результаты анализа парковой флоры по фитоценотическим группам и антропотолерантности.

Т. А. Амирханова (Ботанический сад, Самарканд) в докладе «Экзотические древесно-кустарниковые виды Самарканда» остановилась на некоторых исторических моментах озеленения древнего города. В настоящее время здесь используется не менее 130 видов древесных и кустарниковых пород. Наиболее распространенным видом автор считает *Salix babylonica.*

В. П. Бессонова (Днепропетровский госуниверситет) в сообщении «Влияние условий промышленного города на состояние растительности» подробно рассказала о результатах изучения 42 видов древесных и кустарниковых пород, находящихся на территории трубопрокатного завода. Для выяснения влияния загрязняющих веществ (и прежде всего тяжелых металлов) на рост и развитие растений использовались такие показатели, как годичный прирост побегов, толщина годичных побегов, количество листьев и т. д.

В. Д. Бочкин (ГБС, Москва) рассказал о новых, чрезвычайно интересных флористических находках на железных дорогах Москвы.

Н. Г. Ильминских в своем докладе «Эколого-топологические аспекты изучения флоры» предложил разделить антропогенную среду на 5 типов: сельскохозяйственную, рекреационную, гидротехническую, промышленную, урбанизированную. Совокупность антропогенных экотопов

составляет антропогенную флору. Антропогенные экотопы подразделяются на рудеральные и культивируемые. Совокупность естественных экотопов составляет индигенную флору.

С. А. Мосякин (Институт ботаники АН УССР, Киев) рассказал о современных миграционных тенденциях в урбанофлоре Киева. В настоящее время флора Киева насчитывает 1450 видов, из них заносных — 300 видов. Основной упор автор сделал на подробный анализ адвентивных растений.

В ходе общей дискуссии, в которой приняли участие Н. Н. Цвелев, Д. В. Гельтман, Т. К. Горышина, С. С. Иконников (БИН), Т. А. Парибок (БИН), М. Е. Игнатьева, Г. А. Полякова, А. Н. Швецов, Н. Г. Раков, А. А. Устинова, Т. Б. Силаева, Н. А. Вьюкова и другие, было принято следующее решение.

1. Просить Президиум Всесоюзного ботанического общества образовать при центральной организации Комиссию по городской ботанике. Рекомендовать председателем комиссии М. Е. Игнатьеву.

2. С целью обобщения опыта по охране ботанических объектов на территории городов образовать рабочую группу в составе: Н. Г. Ильминских, Г. А. Поляковой, А. Н. Швецова и М. Е. Игнатьевой. Рабочей группе поручается подготовить проведение совещания по данной проблеме.

3. Одобрить работу Н. Г. Ильминских по созданию библиографической сводки по флоре и растительности городов и просить Библиотеку Академии наук опубликовать ее.

4. Обратиться в Государственный комитет по охране природы СССР, в Министерство культуры СССР, Государственный комитет по лесу, в проектные организации, занимающиеся ремонтно-реставрационными работами, с запиской о необходимости учета данных ботанических исследований при реконструкции и реставрации парков. Просить Г. А. Полякову подготовить записку.

5. Подготовить в 1991—1992 гг. сборник «Проблемы изучения флоры городов» и просить Президиум ВБО и Научный совет «Растительный мир: рациональное использование и охрана» опубликовать его по листажу ВБО или Научного совета.

6. С целью идентификации растений рекомендовать исследователям, работающим по данной проблеме, присылать дублеты новых находок адвентивных городских видов в Гербарии Ленинграда и Москвы.

7. Провести в 1992 г. совещание по изучению флоры и растительности городов, привлечь к нему максимально широкий круг специалистов. Просить Удмуртский государственный университет, Научный совет АН СССР по проблемам «Растительный мир: рациональное использование и охрана» и ВБО организовать это совещание.

8. Рекомендовать (при отсутствии возможности опубликования) депонировать флористические списки городов с целью сделать их доступными любому исследователю.

9. Рекомендовать включать данные флористических исследований городов в учебный процесс (в курсы ботаники университетов, педагогических, сельскохозяйственных, лесотехнических вузов).

М. Е. Игнатьева.

Лесотехническая академия,
Ленинград.

Получено 9 II 1990.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3(47+57)58

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (ПО ВБО) В 1989 ГОДУ

L. N. VASILYEVA. THE PRIMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1989

В 1989 г. в Приморском отделении было проведено 9 общих собраний, на которых заслушано 12 докладов и сообщений.

Отдельные заседания были посвящены памяти двух известных дальневосточных ботаников — Галины Эразмовны Куренцовой и Бориса Павловича Колесникова — в связи с 80-летием со дня рождения.

С воспоминаниями о Г. Э. Куренцовой выступили **З. М. Азбукина, А. Г. Крылов, В. А. Розенберг, В. П. Селедец, Н. С. Пробатова, Т. Г. Буч.** Галина Эразмовна принадлежала к поколению пионеров дальневосточной академической науки. Многие годы ее жизни были связаны с деятельностью Горно-таежной станции Дальневосточного филиала АН СССР, позднее она работала в Биолого-почвенном институте. Научная деятельность Г. Э. была посвящена исследованию флоры и растительности Уссурийского заповедника, изучению лекарственных и реликтовых растений, геоботаническому картографированию Приморья и Приамурья, изучению естественных и антропогенных смен растительности. Научное наследие Г. Э. Куренцовой заслуживает тщательного изучения и развития, и к нему неизменно обращаются многие исследователи растительного покрова советского Дальнего Востока.

Доклад о Б. П. Колесникове сделал **Ю. И. Манько.** С именем Бориса Павловича связано формирование дальневосточной лесотипологической школы, получившей всесоюзное признание. Он внес неоценимый вклад в познание природы Дальнего Востока, в развитие науки в этом регионе, проявляя широчайшую эрудицию в вопросах лесоведения, лесоводства, геоботаники, ботанической географии, систематики растений, дендрологии, истории и картографии растительности, истории науки.

Б. П. проявил себя также как талантливый руководитель и организатор, будучи заместителем председателя президиума Дальневосточного филиала АН СССР, исполняя обязанности председателя президиума этого филиала, осуществляя руководство ботаническим кабинетом на Горно-таежной станции, основав лабораторию лесоведения и лесоводства. Благодаря вниманию и поддержке Б. П. в регионе развернулись работы по лесному болотоведению, лесной гидрологии, детально изучена растительность ряда районов.

Географо-генетическое направление в лесной типологии, основы которого заложил еще Б. А. Ивашкевич, оформилось в стройное учение в работах Б. П. На основе глубокого познания растительного покрова Дальнего Востока он подошел к решению таких сложных вопросов, как районирование территории Дальнего Востока. Однако, решая фундаментальные проблемы, Б. П. никогда не забывал и о практических нуждах народного хозяйства. В большинстве его работ содержатся конкретные выводы и практические предложения, направленные на рациональное природопользование. В докладе было отмечено, что благодаря труду и таланту таких энтузиастов, как Б. П. Колесников, был заложен прочный фундамент для дальнейшего интенсивного развития науки на Дальнем Востоке.

Одно из собраний ПО ВБО было проведено совместно с ученым советом Ботанического сада ДВО АН СССР. Зам. директора Института биологических проблем севера (Магадан) **А. В. Галанин** выступил с докладом об организации Магаданского ботанического сада ДВО АН СССР. В связи

с интенсивным освоением Северо-Востока, значительным разрушением природных комплексов, необходимостью обеспечения кормами разводимого скота возникла идея создания специального центра, призванного решать проблемы озеленения городов и поселков, проводить работу по выявлению и обобщению накопленного любителями опыта в подборе ассортимента и выращивания растений, особенно в открытом грунте, наряду с решением проблем рекультивации — создания полуискусственных фитоценозов для нужд народного хозяйства (источники древесины, кормовые угодья, восстановление вырубленных лесов).

А. В. подробно изложил проект структуры Ботанического сада. Среди научных направлений наиболее важными признаны: разработка теоретических и методических основ неистощительного использования ресурсов; выявление ценных пищевых, лекарственных и кормовых растений; разработка фитоценологических вопросов; интродукция растений; пропаганда ботанических знаний. Проект создания еще одного северного ботанического сада наряду с Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом на Кольском п-ве и крупным ботаническим центром на Аляске в США был единодушно поддержан приморскими ботаниками.

Д. Д. Басаргин (Тихоокеанский институт биоорганической химии) своим докладом «Методологические проблемы систематики» завершил своеобразную трилогию по данной теме, начатую в прошлые годы. Общая оценка современного состояния систематики дана, скорее, негативная: отмечено, что она обременена тяжелым грузом различных догм и парадигм, которые затрудняют ее развитие. Синтетическая теория эволюции, призванная быть идеологией систематики, методологически выдохлась. Докладчик высказал мнение, что мы не продвинулись дальше философии К. Линнея, хотя, с точки зрения автора данного сообщения, современные систематики мало и поверхностно знают эту философию, и углубленное ее изучение могло бы стать стимулом для движения вперед. Было проведено также сопоставление школ В. Л. Комарова и Н. И. Вавилова в систематике, которые не были враждебны друг другу, но и понимания между исследователями не наблюдалось. Нумерическая таксономия и кладистика не могут вывести систематику из кризиса, поэтому нужны новые идеи и новые подходы.

Т. Н. Крупнова (Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии) сделала доклад на тему «Теоретические предпосылки и первые результаты исследования водорослевых биофильтров». В нем обсуждалась возможность создания ламинариевых плантаций в Амурском заливе для очистки воды. Водоросли могут поглощать различные вещества, загрязняющие воду, и извлекать из нее органический азот. Одновременно создается среда, в которой могут оседать и размножаться различные мелкие организмы, служащие кормом рыбам и моллюскам. Было отмечено, что методы биотехнологического разведения ламинарии являются чистыми и перспективными в плане решения актуальнейших экологических проблем современности.

С. Н. Коренюк (Зейский заповедник, Амурская обл.) рассказал о растительном мире заповедника. Для этой территории характерно уникальное сочетание на небольшом участке островков типичной дальневосточной тайги, где произрастают дуб монгольский, липа амурская, вязы японский и разрезной, лещина разнолистная, барбарис амурский, лимонник китайский, луносемянник даурский, сирень амурская, крушина даурская, ясенец пушистоплодный и таких аркто-альпийских растений, как кассиопея вересковидная, арктоус альпийский, филлодоце голубая, рододендрон золотистый, диапенсия обратнояйцевидная, родиола розовая при общем северном облике растительности, где преобладают березовые и лиственничные леса. К сожалению, основной неморальный комплекс, приуроченный к долинам рек, был залит водохранилищем, и помимо этого прямого непоправимого ущерба последнее продолжает неблагоприятно влиять на окружающую среду. Неустойчивость уровня водохранилища превращает его берега в безжизненную зону, отмеченную сухими отмершими деревьями, вызывает оползни и обнажения на облесенных ранее сопках, создает неблагоприятный микроклимат и ухудшает погодные условия в г. Зея.

А. Н. Сидельников и **Ю. И. Манько** (БПИ) — в унисон с экологическим направлением двух последних докладов — рассказали о симпозиуме «Леса мира: разнообразие и динамика», состоявшемся в Уппсале (Швеция) в августе 1989 г. На этом симпозиуме леса рассматривались как объект исследования экологами растительности. Было отмечено, что задачи прогноза экологической обстановки в современном мире признаны приоритетными. Почти все вопросы сводились к попыткам моделировать образцы длительных изменений в лесах, и эти прогнозы становятся все более реальными, так как в них включается все больше параметров.

С краткими сообщениями выступили: **Н. И. Шага** (Уссурийский педагогический институт) — об итогах всесоюзного совещания по адвентивной и синантропной флоре, состоявшегося в Москве; **С. В. Тархов** (Магаданский заповедник) — о задачах ботанического изучения Магаданского государственного заповедника; **А. В. Галанин** (ИБПС, Магадан) — об экспедиции магаданских ботаников на Аляску; **С. С. Харкевич** и **Т. Г. Буч** (БПИ) — о поездке в Индию по туристическому маршруту. Не ботанический, но очень интересный доклад сделал генетик **А. И. Пудовкин** (Институт биологии моря) на тему «Америка глазами ученого».

В конце декабря состоялись очередные 43-и Комаровские чтения со следующей программой: 1) Лар. Н. Васильева «Грибы-пиреномицеты рода *Valsa* Fr. на советском Дальнем Востоке»; 2) Л. Г. Паймеева, И. С. Гусарова «Состояние зарослей ламинарии японской у берегов северного Приморья»; 3) А. Е. Кожевников «Флористические особенности западных районов Амурской области»; 4) С. Ю. Гришин «Особенности поясности растительности Ключевской группы вулканов». В печати находятся 36-й и 37-й выпуски «Комаровских чтений». В 1989 г. в Приморское отделение были приняты 4 новых члена и 2 члена-коллектива.

Лар. Н. Васильева.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 13 I 1990.

ПОПРАВКА

В статье Е. П. Якимова и Н. Е. Павловой «О водном режиме степных растений Забайкалья в связи с их происхождением, биоморфологическими и эколого-физиологическими особенностями» (Бот. журн. 1989. Т. 74, № 12. С. 1774—1779) в таблице 3 на с. 1777 вместо знака «+» следует читать «±».

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

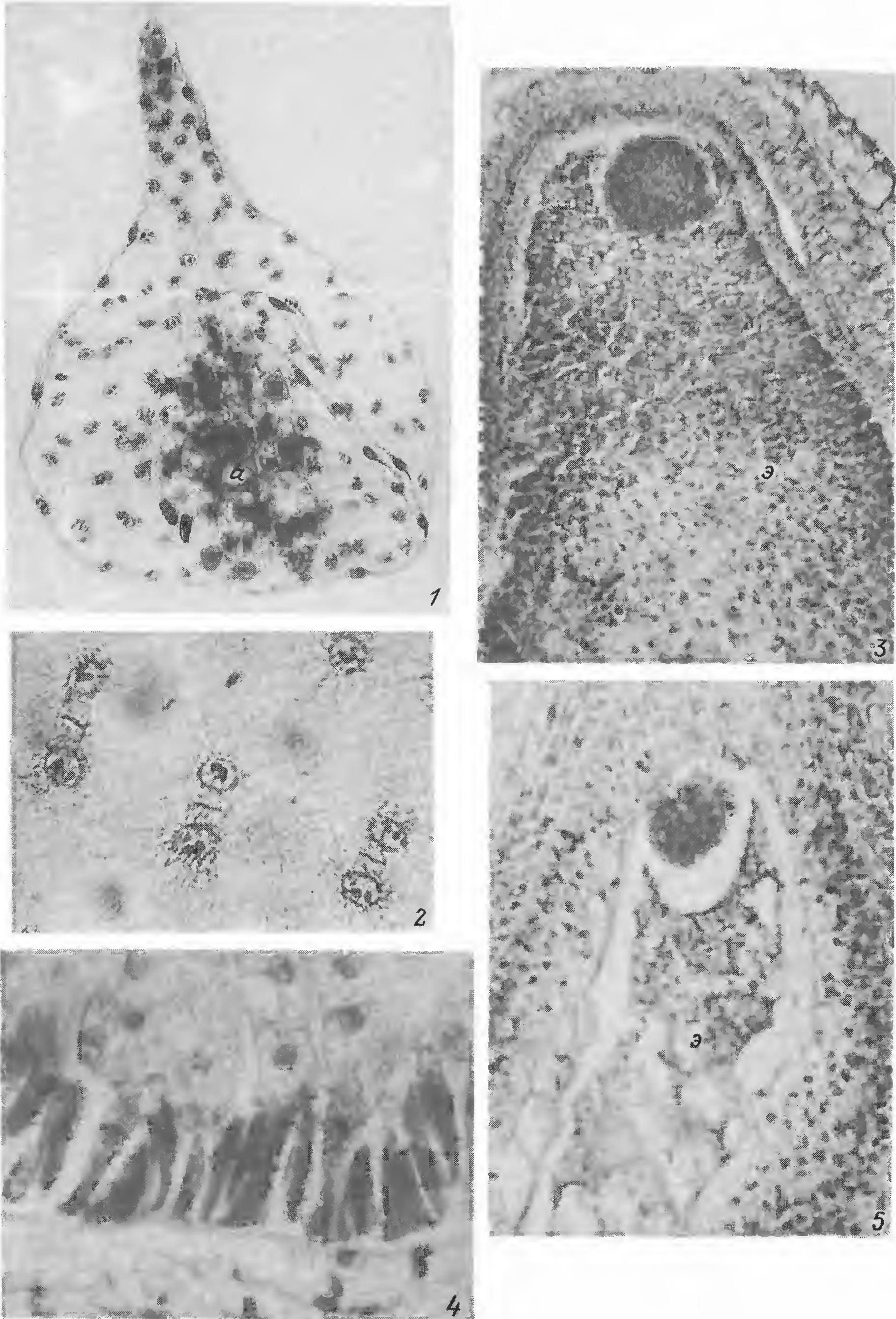
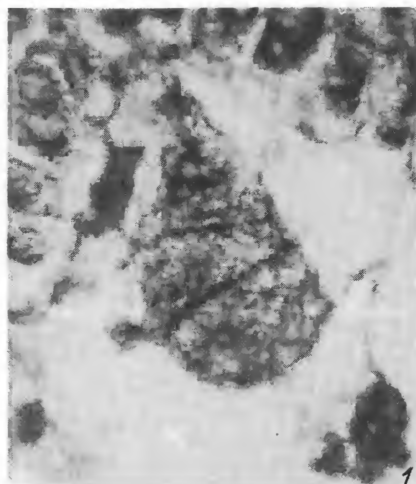
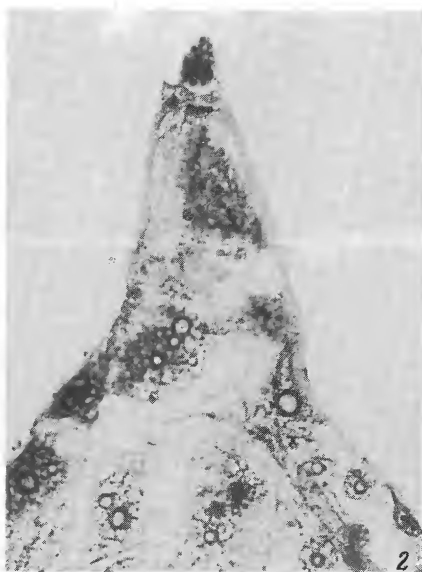


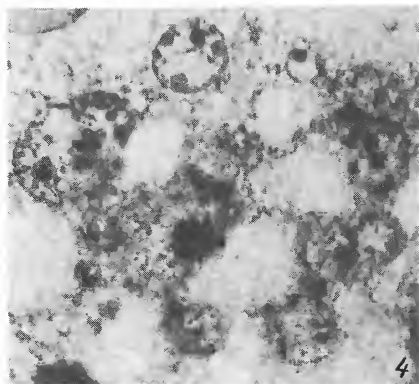
Таблица. I. Зародышевые мешки ячменя и ячменно-ржаного гибрида F_0

1—*4* — принудительное самоопыление (контроль), *1* — вычлененный зародышевый мешок ячменя на третий день после опыления (×180); *2* — участок эндоспермальной пленки на третий день после опыления (×500); *3* — продольный срез зародышевого мешка на 6-й день после опыления, почти полное отсутствие нуцеллуса (×320); *4* — поперечный срез через халазальную часть эндосперма на 6-й день после опыления (×450); *5* — продольный срез зародышевого мешка гибридной комбинации Vada×Малыш-72 на 6-й день после опыления (×320). *а* — антиподы, *э* — эндосперм.









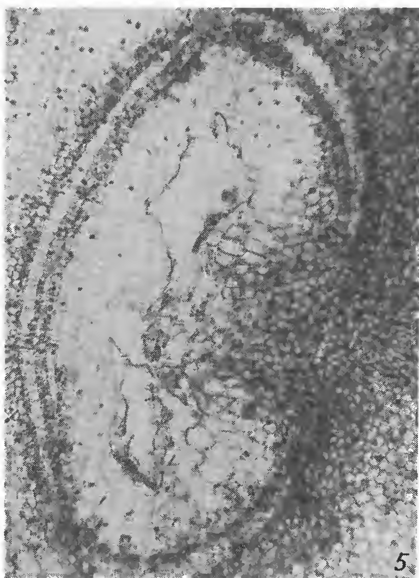
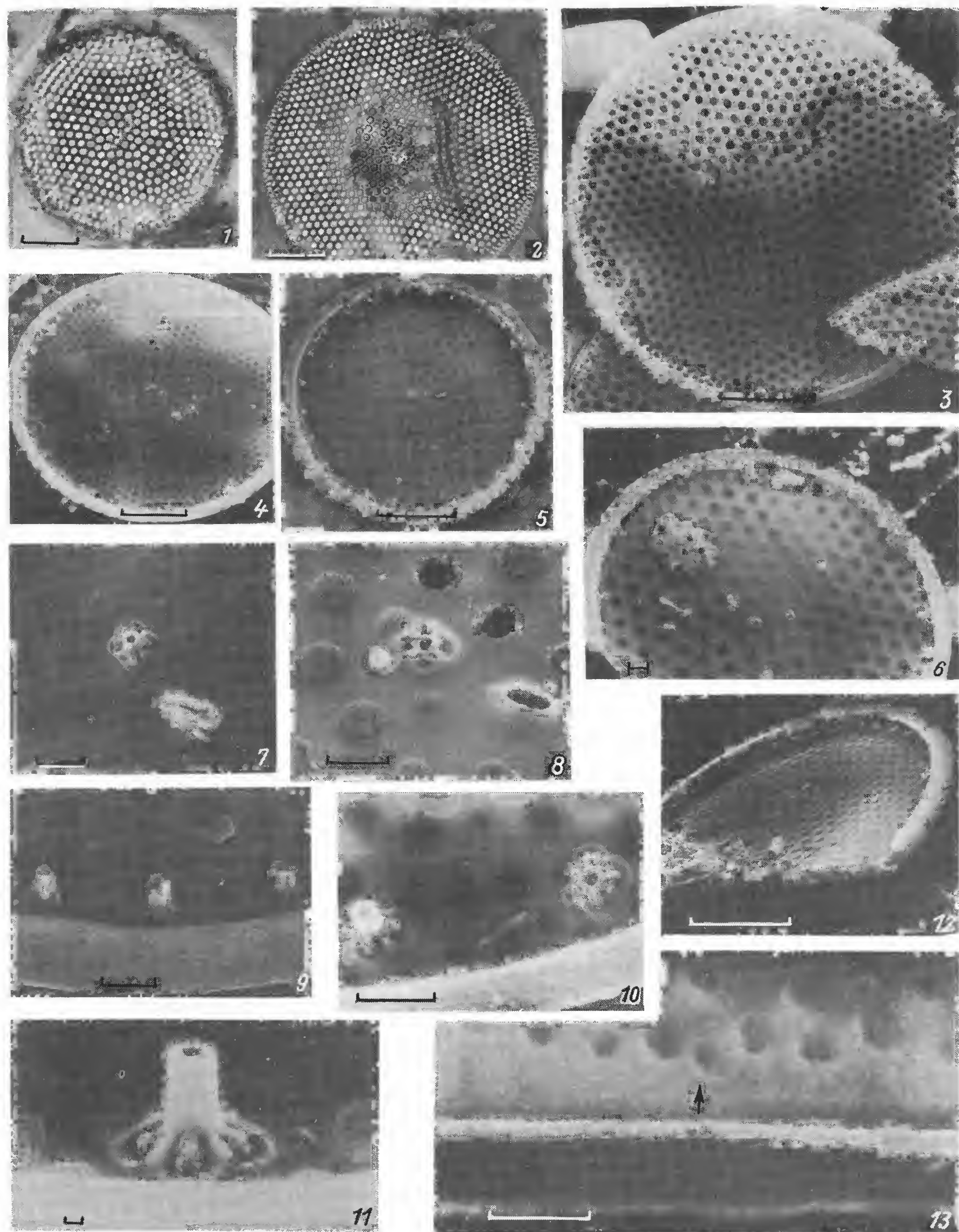


Таблица II. Зародышевые мешки ячменно-ржаных гибридов F_0.

1 — продольный срез через 6-дневный зародыш комбинации скрещивания Бемир×Малыш-72 (×1500); *2* — фрагмент вычлененного зародышевого мешка на 5-й день после опыления — комбинация Vada×Малыш-72 (×540); *3* — фрагмент вычлененного зародышевого мешка на 3-й день после опыления — комбинация Оредежский×Малыш-72, зародыш без эндосперма (×400); *4* — фрагмент эндоспермальной пленки с ядерными комплексами, аномальными ядрами, микроядрами — комбинация Vada×Малыш-72 (×1000); *5* — поперечный срез через зародышевый мешок комбинации Одесский 17×Малыш-72 (×150). Эндосперм дегенерировал, нуцеллус не лизировался.



Thalassiosira pseudomultipora (*1, 2* — СМ; *3—13* — СЭМ).

1, 2 — общий вид; *3—6* — створки с внутренней поверхности с различным центральным гиалиновым полем; *7, 8* — центр створки с центральным выростом с опорами и двугубым выростом (*8* — трубка двугубого выроста отломана); *9* — край створки с 3 выростами с опорами; *10* — два выроста с опорами, у одного выроста трубка отломана; *11* — краевой вырост с опорами с вытянутым оперкулумом между опорами; *12* — слом через ареолы; *13* — загиб створки с наружной поверхности, отверстие выроста с опорами (*стрелка*). *1, 2, 4, 5, 7—13* — голоцен, Охотское море; *3* — поздний плейстоцен, Берингово море; *6* — осадки, Восточно-Сибирское море. Шкала: *1—5, 12* — 10 мкм, *6—10, 13* — 1 мкм, *11* — 0.1 мкм.

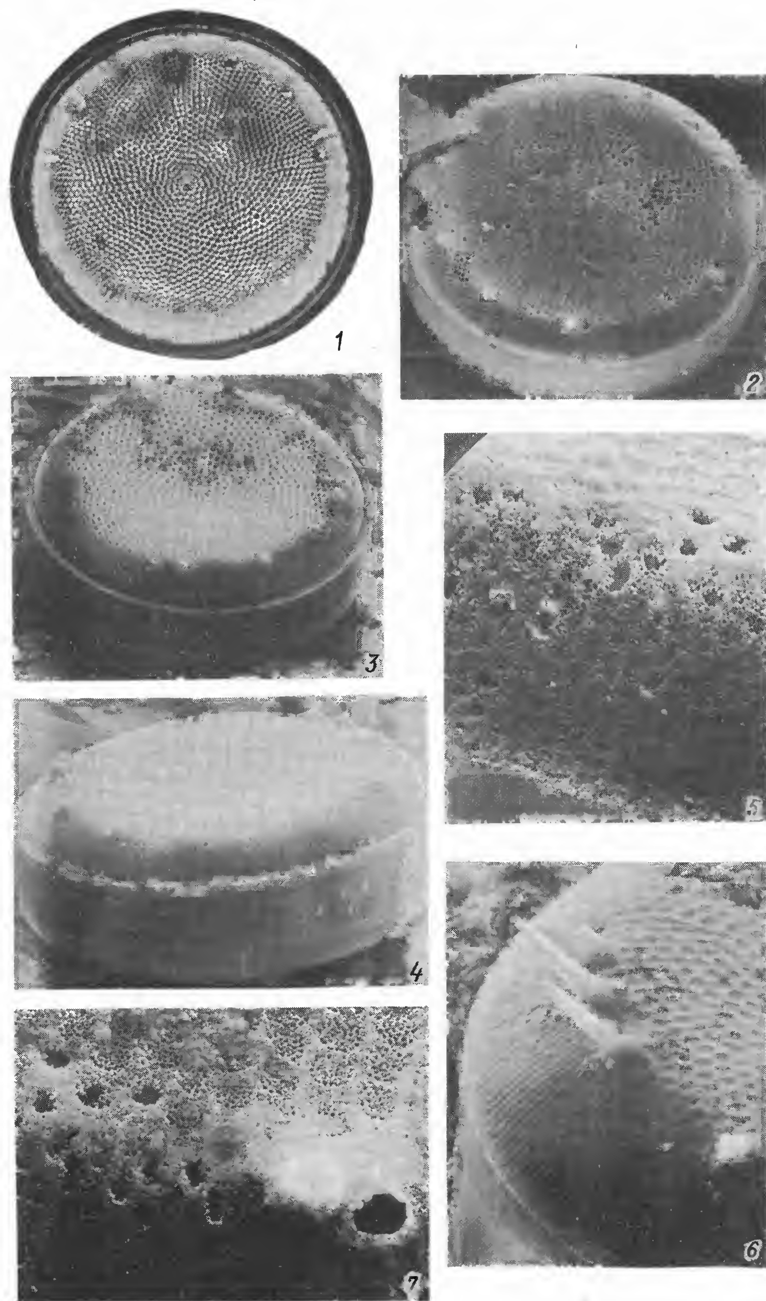


Таблица I. *Pontodiscus makarovae.*

1 — створка, ×1000; *2—4* — различные створки с наружной поверхности, *2, 3* — ×1500, *4* — ×1600; *5* — загиб створки, ×10 000; *6* — длинные замкнутые выросты на границе лицевой части створки и загиба, ×4400; *7* — краевая часть створки с наружной поверхности с ложным узелком ближе к одному из замкнутых выростов ×10 000. *1* — СМ; *2—7* — СЭМ.

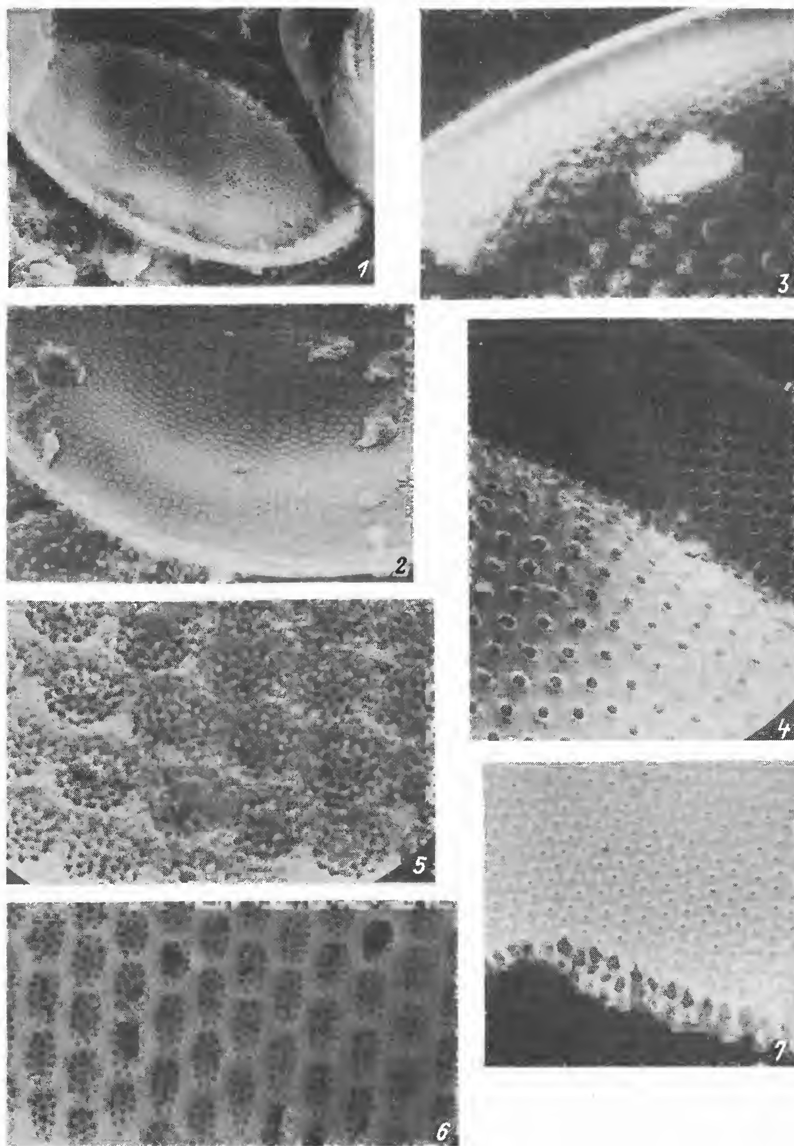


Таблица II. *Pontodiscus makarovae.*

1 — створка с внутренней поверхности, ×1500; *2* — краевая часть створки с внутренней поверхности с двугубыми выростами, ×2000; *3* — двугубый вырост, ×6600; *4* — форамены ареол на лицевой части створки и на загибе, ×7800; *5* — форма крибрума на створке, ×18 000; *6* — форма крибрума на загибе, ×15 000; *7* — форамен и камеры локулярных ареол на сломе створки с внутренней поверхности, ×3000. *1—7* — СЭМ.

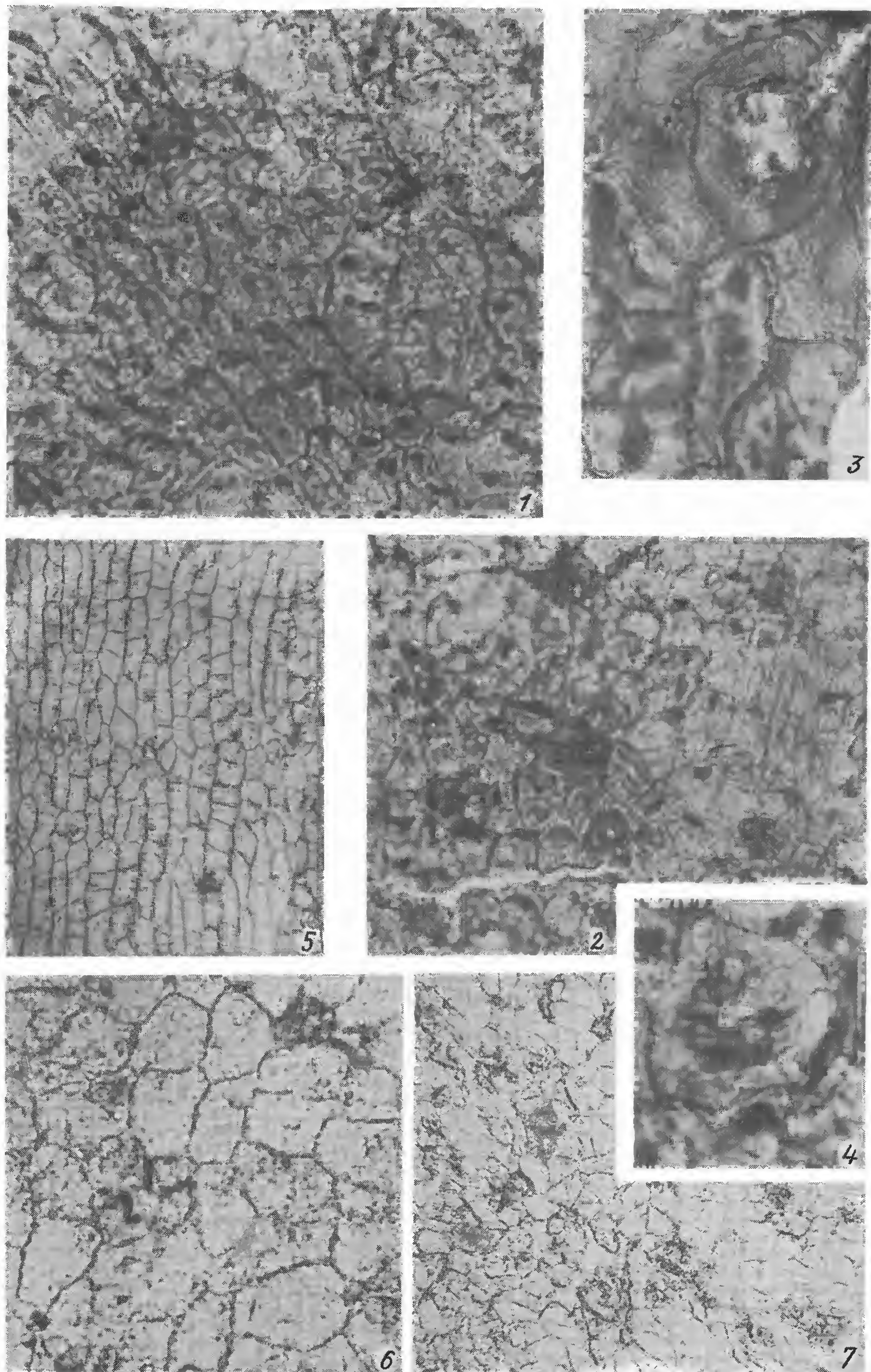


Таблица I.

1—4 — Lepidopteris orientalis: 1 — эпидерма верхней поверхности листа, ×210; *2* — эпидерма нижней поверхности листа, ×210; 3, 4 — устьица, ×360, кол. № 8832, обр. 29 (голотип). *5—7 — Scytophyllum uralica: 5* — эпидерма верхней поверхности листа, ×110; *6* — эпидерма нижней поверхности листа, ×110; *7* — устьица, ×210. Челябинский бассейн, скв. 1993, кол. № 681, обр. 78 (голотип).

К с. 1288

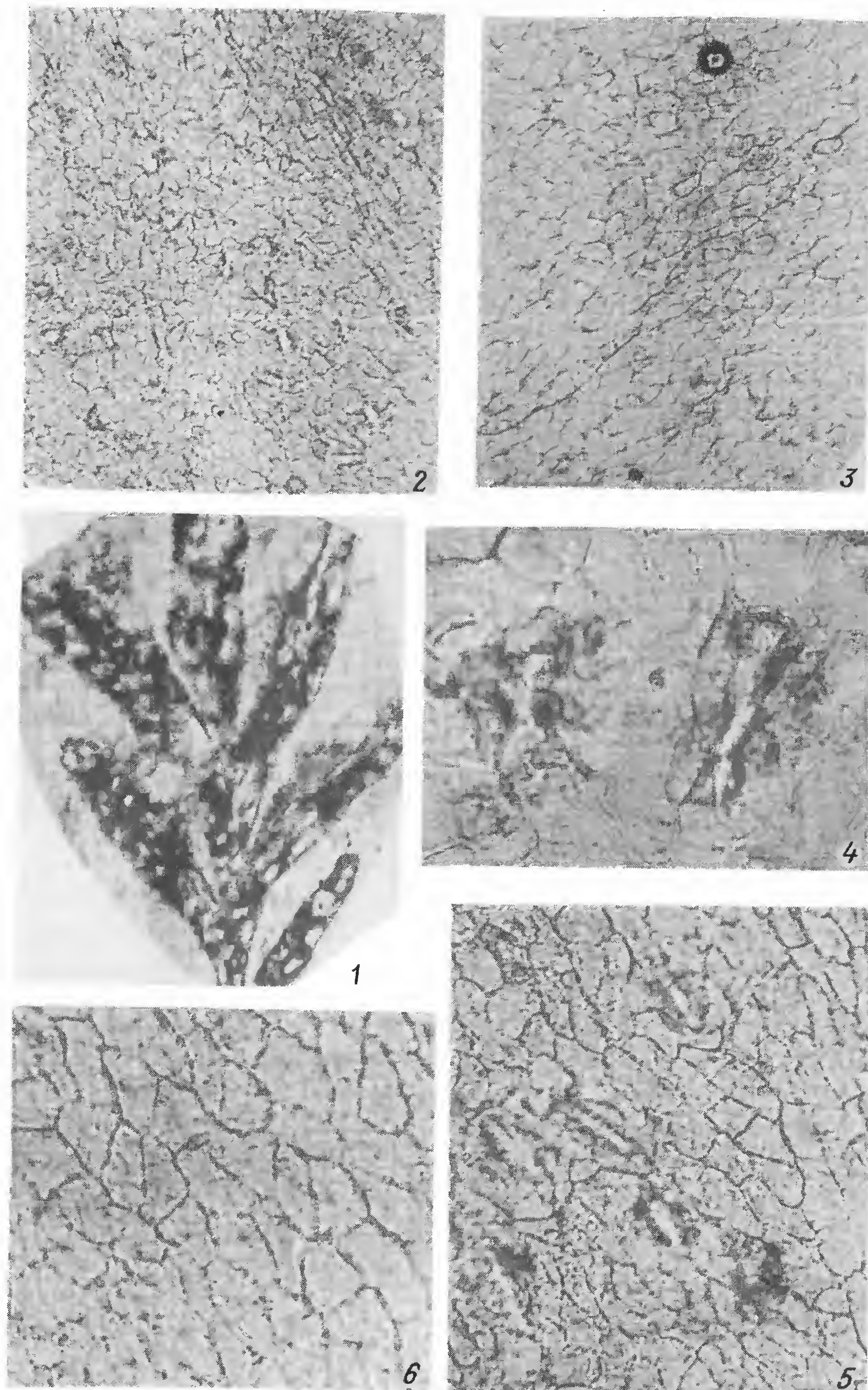


Таблица II. *Raulia kryshtofovichii.*

1 — часть перистого листа, голотип, натуральная величина, кол. № 8265, обр. 3; *2* — эпидерма нижней поверхности листа, ×110; *3* — эпидерма верхней поверхности листа, ×110; *4* — устьица, ×360; *5* — клетки и устьица нижней эпидермы, ×210; *6* — клетки верхней эпидермы, ×210 (*2—6* — голотип).

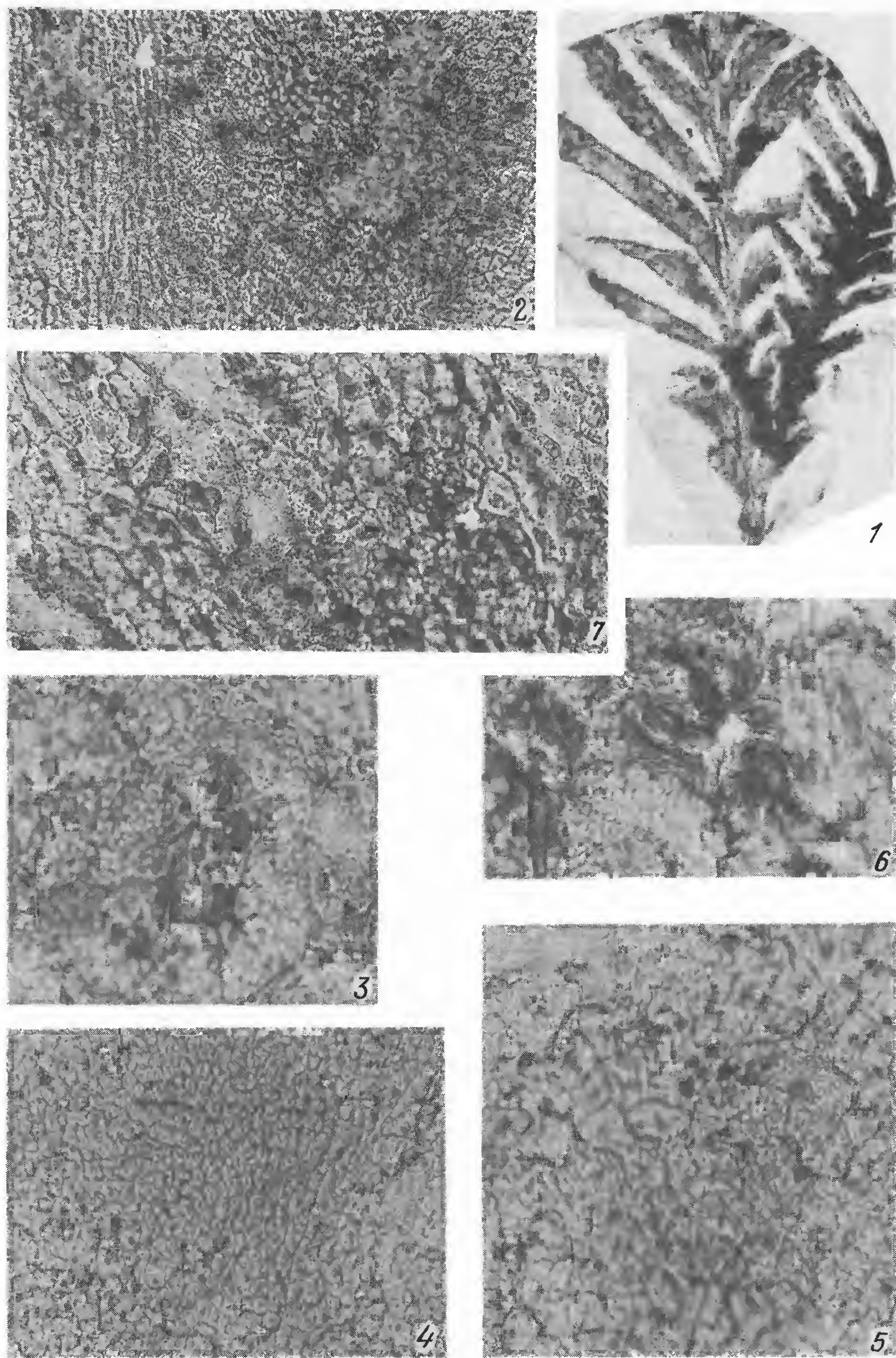


Таблица III. *Scytophyllum triassicum.*

1 — часть дихотомически рассеченного перистого листа, голотип, натуральная величина, кол. № 8265, обр. 2; *2* — эпидерма верхней поверхности листа, ×110; *3* — устьице верхней эпидермы, ×360; *4* — эпидерма нижней поверхности листа, ×110; *5, 7* — клетки и устьица нижней (*5*) и верхней (*7*) эпидерм, ×210; *6* — устьице нижней эпидермы, ×360 (*2—6* — голотип).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 006—8136. Ботанический журнал, 1990. Т. 75. № 9. 1209—1344.